Beiträge

zur

Morphologie und Physiologie der Pilze

von

A. de Bary und **M. Woronin.**

Vierte Reihe:

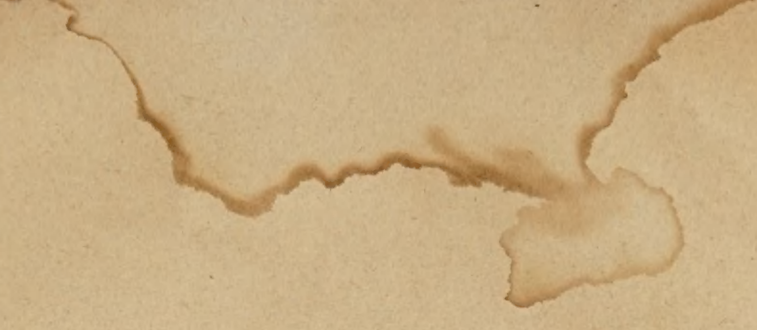
Untersuchungen über die Peronosporeen und Saprolegnieen und die Grundlagen eines natürlichen Systems der Pilze.

Mit 6 Tafeln.

(Abdruck a. d. Abhandl. d. Senckenb. naturf. Gesellsch. Bd. XII. S. 225—370.)

Frankfurt a. M.
Verlag von Christian Winter.
1881.





Inhaltsübersicht.



Untersuchungen über die Peronosporeen und Saprolegnieen und die Grundlagen eines natürlichen Systems der Pilze.

Von **A. de Bary.**

Mit 6 Tafeln.

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit hat ihren Ursprung in dem Bestreben des Verfassers, ein sicheres Urtheil zu gewinnen über die mancherlei aus neuerer Zeit vorliegenden Versuche, für die Pilze und für die Thallophyten überhaupt ein neues System zu construiren. Es musste hierbei die Pilzgruppe, welche seit 1865 unter dem Namen Phycomyceten kurz zusammengefasst wird, also die Mucorinen (Zygomyceten), Peronosporeen und Saprolegnieen einer erneuten Vergleichung unterworfen werden, weil bei diesen der gesammte Entwicklungsgang leichter in alle Einzelheiten vollständig verfolgt werden kann als bei den meisten anderen Pilzen, weil sie daher besonders günstige Objecte zu sein versprachen, um allgemeine leitende Gesichtspunkte für die Systematik klarzulegen.

Für die Mucorinen oder Zygomyceten war die Arbeit leicht gemacht durch das reiche und sauber durchgearbeitete Material, welches Brefeld's und van Tieghem's Arbeiten geliefert haben, meine eigenen älteren Resultate bestätigend, erweiternd, und, wo es Noth that, berichtigend.

Auch für die Peronosporeen liegen seit 1863 Untersuchungen vor, welche seither zwar mancherlei schätzbare Einzelerweiterung, aber kaum eine nennenswerthe Berichtigung erfahren haben und welche zur Lösung der ursprünglich gestellten Aufgabe genügt hätten. Im Verlaufe der Arbeit zeigte sich jedoch, dass diese Gruppe unvollständiger, als man meinte, bekannt ist, und stellte sich die Nothwendigkeit ausgedehnterer Untersuchung derselben heraus.

Anders als mit den beiden genannten Gruppen verhielt es sich von vornherein mit den Saprolegnieen. Seit Pringsheim's berühmter Arbeit vom Jahre 1857[1]) ist über diese eine reiche

[1]) Beitr. z. Morphologie u. Systematik der Algen. II. Die Saprolegnieen. Jahrb. f. wiss. Bot. I. 284.—

Literatur erwachsen, deren Durchmusterung die Ueberzeugung begründet, sie müsse für unsere Fragen besonders lehrreich sein, die aber kaum minder reich ist an Thatsachen als an Widersprüchen und Controversen. Um über diese ein sicheres Urtheil zu gewinnen, bedurfte es neuer eingehender Untersuchungen. Die Controversen beziehen sich auf mancherlei entwicklungsgeschichtliche Fragen, am meisten aber auf die Sexualorgane und deren nächste Producte. Auf diese wurde daher zuerst die Untersuchung gerichtet. Sie dehnte sich dann bald weiter, und auch über Peronosporeen aus, weil sich herausstellte, dass zu diesen solche Formen gehören, welche als Saprolegnieen in Angriff genommen waren. Zu den Fragen, von denen ausgegangen war, konnte dann schliesslich wieder zurückgekehrt werden.

Diesem Gange der Arbeit selbst schliesst sich die nachstehende Darstellung an, mit Hinzufügung einzelner, auf Zwischenfragen bezüglicher Excurse.

Was aus früheren Arbeiten sicher bekannt ist, wurde, mit Hinweisungen auf diese, meistens nur kurz erwähnt. Manche Fragen, wie besonders die neuestens von Schmitz und Strasburger bearbeiteten nach den Zellkernen, blieben, als für die hier zu erreichenden Ziele unwesentlich, fast gänzlich unberührt. Sehr erwünscht wäre es mir gewesen, mich bei Bestimmung und Beschreibung der untersuchten Species auf den seit lange erwarteten speciellen Theil von Cornu's Saprolegnieen-Monographie beziehen zu können. Da derselbe noch nicht erschienen ist, musste ihm vielleicht hier und da vorgegriffen werden.

I. Die Sexualorgane der Saprolegnieen und Peronosporeen.

1. Bisherige Ansichten.

Die Darstellung der seitherigen Anschauungen über die Sexualorgane der in der Ueberschrift genannten Pilze hat mit Pringsheim's erwähnter Arbeit vom Jahre 1857 zu beginnen, weil in dieser von Sexualorganen zuerst bestimmt die Rede ist. Auf die ältere Literatur über dieselben wird theils in genannter Arbeit selbst, theils in den nachstehend öfters zu citirenden Schriften zur Genüge hingewiesen.

An seinem Hauptobjecte, welches er *Saprolegnia monoica* nennt, kam Pringsheim damals zu folgendem Resultat.

Auf den Enden, selten in der Continuität besonderer Aeste des Thallus gliedern sich die Oogonien ab, als mit dicht körnigem Protoplasma erfüllte blasige Zellen. An diese legen sich, während ihrer Ausbildung, die Enden anderer, dünner Thalluszweige, der von A. Braun zuerst gefundenen Nebenäste, eines oder mehrerer, fest an und gliedern sich durch je eine Querwand ab als schmale gekrümmt-längliche, protoplasmaerfüllte Zellen: Antheridien. In dem ausgebildeten Oogonium theilt sich dann das Protoplasma in mehrere Portionen, welche sich zuletzt plötzlich zu ebensovielen kugeligen, die Mitte des Oogoniumraumes einnehmenden Körpern zusammenziehen, den Befruchtungskugeln oder wie man jetzt sagt, Eiern; und sobald dieses geschehen ist, treiben die Antheridien, durch einige der jetzt in der Oogoniumwand in Mehrzahl vorhandenen Löcher, Fortsätze, die Befruchtungsschläuche, welche zwischen die Eier eindringen, hier sich öffnen und ihren Inhalt ergiessen. Grössere glänzende, sich bewegende Körperchen in diesem sind, nach der Analogie von Vaucheria für Samenkörperchen zu halten; ein Befruchtungsvorgang, wie er bei dieser Gattung beobachtet ist, hiernach wenigstens höchst wahrscheinlich; in welcher Form er eintritt, war jedoch nicht möglich direct zu beobachten.

Seine nächste Folge besteht in der Ausbildung einer Cellulosemembran um jedes Ei. Ganz ähnliche, nur durch das Vorhandensein von nur je einem Ei im Oogonium wesentlicher modificirte Erscheinungen zeigt der Befruchtungsvorgang von *Pythium monospermum.* — Man findet nun aber häufig Saprolegnia- und Achlyaformen mit Oogonien und normal reifenden Oosporen, welche denen der *S. monoica* gleich sind, aber ohne die von Nebenästen getragenen Antheridien. Pringsheim[1]) fand bei solchen Exemplaren in besonderen, den Zoosporangienträgern mehr oder minder ähnlichen Zweigen die Bildung kleiner Schwärmzellchen, welche mit ihrer Ausbildung ins umgebende Wasser entleert werden und von deren Keimung nichts beobachtet wurde. Er deutete diese Schwärmzellchen, nach ihrer Aehnlichkeit mit den Samenkörpern mancher Algen, als die Samenkörper jener Formen, ihre Bildungsstätten dementsprechend als Antheridien resp. männliche Pflanzen, die betreffenden Formen als diöcischen Arten, *Sapr. dioica*, *Achlya dioica* angehörig. Es ist ihm wahrscheinlich, dass der Zutritt der Samenkörper zu den Eiern durch die Löcher, welche auch hier in den Oogoniumwänden zu sein scheinen, stattfinde; er hat jedoch keine Beobachtung hierüber gemacht und verfehlt auch nicht, auf Bedenken gegen jene Deutungen aufmerksam zu machen.

Pringsheim's Beobachtungen und Ansichten über die monöcischen, mit Nebenastantheridien versehenen Formen erfuhren bald, auch durch Auffindung neuer Arten gleichen Verhaltens, in den meisten Punkten Bestätigung. Eine solche war auch enthalten in dem Nachweis, dass die Peronosporeen Sexualorgane besitzen, welche in den meisten Beziehungen jenen der monöcischen Saprolegnieen durchaus ähnlich sind.[2])

Nur über die eine Hauptfrage, die Form, in welcher die Befruchtung vor sich geht, und den Moment, in welchem sie eintritt, gehen die Ansichten der Beobachter auseinander, auch für die mittlerweile bekannt gewordenen zahlreichen Formen, bei denen die Untersuchung durch das Vorhandensein von nur einer Oospore im Oogonium geringere Schwierigkeiten zu haben schien.

Auf der einen Seite fand Reinke[3]) bei *Sapr. monoica* nicht nur die präsumptiven Samenkörperchen wieder, sondern beschreibt sogar ihren Austritt aus dem Befruchtungsschlauch des Antheridiums, bildet sie als längliche, langgeschwänzte Körper (Säugethierspermatozoiden ähnlich gestaltet) ab, gibt an, dass sie 5—10 Minuten lang schwärmen und dann zu mehreren nach einander in ein Ei eindringen, worauf dieses von einer feinen Membran umgeben wird. Die

---

[1]) l. c. u. Jahrb. Bd. II. p. 205 ff.

[2]) Botan. Zeitg. 1861, p. 89.

[3]) Schultze's Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 5 p. 185.

nachträglich ankommenden gehen nach fruchtlosem Versuche, die Membran zu durchdringen, zu Grunde, gar nicht selten nachdem sie durch eines jener Löcher der Oogoniumwand in das umgebende Wasser ausgetreten sind. Auch Walz[1]) gibt an, dass er bei einer monöcischen Form Samenkörperchen ins Oogonium treten sah, mehr jedoch nicht; ich selber[2]) glaubte mit einigem Zweifel bei *Aphanomyces laevis* die Pringsheim'schen Samenkörper im Innern des Antheridiums zu sehen, ohne jedoch über den Vorgang ihrer Entleerung und der Befruchtung directe Beobachtungen machen zu können. Bei einer andern Art, *Aphanomyces phycophilus* (l. c. p. 181) wollte mir dagegen damals die Bestätigung der Pringsheim'schen Befruchtungs-Beobachtungen, selbst die Auffindung des Befruchtungsschlauches nicht gelingen.

Der Widerspruch andrerseits begann damit, dass Hildebrand[3]) für seine Achlya-Arten, dann Leitgeb[4]) für seinen *Diplanes saprolegnioides* das Vorhandensein bestimmt organisirter Samenkörper in Abrede stellten. Sie erhoben im übrigen keine bestimmte Einsprache gegen Pringsheim's Darstellungen, erkennen also an, dass aus dem geöffneten Fortsatz des Antheridiums körniger Inhalt, dessen Körnchen nur der Charakter von Samenkörpern abgeht, entleert wird und dass infolge hiervon an den Eiern Befruchtung stattfindet, deren Eintreten zuerst durch das Erscheinen einer Cellulosemembran angezeigt wird. Ob und wie eine Aufnahme der amorphen entleerten Körnermasse in die membranlosen Eier stattfindet, darüber fehlen alle Angaben; die Sache beginnt daher jetzt unklar zu werden, weil für eine Befruchtung eines zwar membranlosen, aber scharf abgegrenzten Eies durch eine ergossene structurlose Körner- oder Protoplasmamasse keine Analogien vorliegen. Für seinen *Dictyuchus monosporus* weicht Leitgeb noch weiter von den Pringsheim'schen Vorstellungen ab, indem er hier nur die Anwachsung der Antheridien an die Oogonien, nicht aber die Eintreibung ihrer sich entleerenden Schläuche finden konnte; — er gibt allerdings die Möglichkeit zu, sie übersehen zu haben; sein »trotz der sorgfältigsten Untersuchung« erhaltenes, bald nachher von Lindstedt[5]) für *Dictyuchus Magnusii* bestätigtes negatives Resultat musste aber doch, zusammen mit meinem bei *Aph. phycophilus* gewonnenen, nach einer neuen Seite hin Bedenken erwecken.

Während die genannten Beobachter nur bestimmte angegebene Erscheinungen in Zweifel oder in Abrede stellten, ohne positive gegentheilige Behauptungen, trat im Jahre 1872

---

[1]) Botan. Zeitg. 1870, p. 544.

[2]) Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. II. p. 177, 179.

[3]) Jahrb. f. wiss. Bot. VI. p. 249.

[4]) Ibid. VII. p. 357 ff.

[5]) Synopsis der Saprolegniaceen, Berl. 1872 p. 17.

Cornu [1]) als Widersacher gegen Pringsheim auf, indem er für die mit Nebenästen versehenen Arten nicht nur die Existenz von Samenkörpern bestimmt negirt, sondern ebenso bestimmt einen anderen Befruchtungsmodus als den von seinen Vorgängern angegebenen behauptet. In kurzen Worten resumirt, bestände dieser darin, dass das Antheridium mittelst seines Schlauches mit dem Ei in offene Verbindung träte und letzteres das ganze Protoplasma des Antheridiums in sich aufnähme, wie die aufnehmende Zelle einer copulirenden Spirogyra des Protoplasma der abgebenden. Für die Oogonien mit nur einem Eie träfe dieser Vergleich ziemlich genau zu; für jene mit mehreren Eiern mit der Modification, dass ein Antheridium sich durch Verzweigung des Befruchtungsschlauches mit mehr als einem Ei in Verbindung setzen und auf diese Art ihr Protoplasma unter letztere theilen kann. Die Entleerung des Antheridiums besteht einfach in einer langsamen Auswanderung ihres Protoplasma in das bis nach Vollendung dieses Vorgangs membranlose Ei. Cornu gründet diese seine Angabe wohl zunächst auf eine von ihm schon 1869 [2]) publicirte Beobachtung an *Myzocytium globosum*. Hier liegen bei den sexuellen Exemplaren jedesmal eine runde Oogonium- und eine schmale Antheridienzelle als Glieder der den Thallus bildenden Zellreihe direct hintereinander, und das Antheridium treibt von der Mitte der trennenden Querwand aus in das Oogonium einen stumpfen Schlauch; dieser öffnet sich und das ganze Protoplasma des Antheridiums vereinigt sich mit dem des Oogons zur Oospore. Das ist eine klare Beschreibung eines Copulationsvorganges, welche aber darum nicht für die Beurtheilung der mit Nebenästen versehenen Saprolegnieen ohne weiteres angewendet werden kann, weil *Myzocytium* keine Nebenäste hat und, wenigstens der gegebenen Beschreibung zufolge, ein zu befruchtendes Ei in dem Oogonium nicht vorgebildet ist, wenn der Inhalt des Antheridiums austritt. Weit mehr erinnert der beschriebene Process an die Copulation von Pfitzer's *Ancylistes* [3]) und Zopf's *Lagenidium Rabenhorstii*, [4]) welche Pflanzen von ihren Autoren zwar als den Saprolegnieen verwandt, aber, nicht am wenigsten wegen ihres Copulationsprocesses, doch von denselben wesentlich verschieden betrachtet werden. An *Myzocytium* schliesst sich, nach Cornu, der Befruchtungsprocess einer von ihm *Pythium gracile* Schenk genannten Form an, und diese kann allerdings, seiner Beschreibung nach, als Repräsentant der Saprolegnieen betrachtet werden, weil sich vor dem Austritt des Protoplasma aus dem Antheridium in dem Oogonium ein distinctes Ei

---

[1]) Ann. sc. nat. 5. Sér., T. XV. p. 1—198, Taf. 1—7.

[2]) Bull. Soc. bot. de France, XVI. p. 222.

[3]) Monatsber. d. Berliner Academie 1872, p. 379.

[4]) Vgl. Botan. Zeitung 1879, p. 351.

gebildet hat. Was Cornu über den Act der Copulation seines *Pythium* in der citirten Arbeit sagt und abbildet, gibt zwar keine hinreichend klare Vorstellung von der Sache; schliesst er doch selbst die Darstellung mit den Worten: Der Mechanismus der Entleerung (sc. des mit seinem Schlauche zu dem Ei vorgedrungenen Antheridiums) scheint folgender zu sein: das Plasma verlässt die Mitte und nimmt nur noch die Wände ein, die Wände selbst entkleiden sich desselben nach und nach, und Schleimstränge ziehen die Körnchen langsam fort; das Ganze wendet sich gegen die Mündung (des Schlauches) und so vollzieht sich die Vermischung der Elemente von Ei und Antheridie. Später aber hat Cornu in van Tieghem's Uebersetzung von Sachs' Lehrbuch [1]) eine Abbildung gegeben, welche den Uebertritt des Protoplasmas aus dem Antheridium in das vorgebildete Ei deutlich darstellt, und sind seine Beobachtungen auch für eine der seinigen nahestehende Form bestätigt worden von Sadebeck, [2]) welcher dieselbe *P. Equiseti* und, minder klar, von Lohde, [3]) welcher sie *Lucidium pythioides* nennt. — Für die grösseren Saprolegnieen, insbesondere die mit mehreren Eiern im Oogonium versehenen, ist aber mit diesen Angaben die Sache nicht erledigt. Hier fehlt es an einer präcisen Beobachtung über den Gang des angeblichen Uebertritts des Protoplasmas. Cornu's kurze Angabe (l. c. p. 31), dass die Befruchtungsschläuche ins Innere der Eier sich einbohren und langsam gänzlich entleeren, kann nicht als Ausdruck einer solchen angenommen werden. Die einfache Uebertragung der an dem *Pythium* gewonnenen Resultate aber ist nicht zulässig, weil mit mancherlei anderen bekannten Differenzen auch eine Verschiedenheit der Befruchtungsvorgänge verbunden sein könnte.

Zu einer dritten, von Pringsheim sowohl, wie Cornu abweichenden Ansicht war ich selber gelangt, indem ich auf Grund der bei *Peronospora* und *Cystopus* beobachteten Erscheinungen, [4]) von einigen Beobachtungen an Saprolegnieen, und Leitgeb's oben angegebenem negativem Resultate bei *Dictyuchus* vermuthete, dass ein Austritt geformten oder ungeformten Protoplasmas aus dem Antheridium zum Zwecke der Befruchtung überhaupt nicht stattfinde, dass vielmehr die bei dieser zu beobachtende morphologische Erscheinung seitens des Antheridiums nur bestände entweder in einem Anwachsen an die Oogoniumwand allein oder der Anlegung des Befruchtungsschlauches an das zu befruchtende Ei. In beiden Fällen bliebe die Antheridienwand überall geschlossen, wie die Membrum des Angiospermen-

---

[1]) Traité de Botanique. Paris 1874, p. 328.

[2]) Cohn's Beitr. z. Biologie, Heft III, p. 117.

[3]) Vgl. Bot. Ztg. 1875, p. 88.

[4]) Vgl. Bot. Ztg. 1861, l. c. u. Ann. sc. nat., 4. Sér., Tom. XX (1863).

Pollenschlauchs; der eventuelle Uebertritt befruchtender Substanz müsste dann durch die geschlossene Membran hindurch stattfinden. Dass dann nach geschehener Befruchtung bei manchen Formen eine Oeffnung des Schlauches und eine Entleerung des Antheridiums durch dieselbe eintreten könne, sollte nicht in Abrede gestellt werden. Diese, in mündlichem Vortrag öfter geäusserte Anschauung ist durch die Dissertation von R. Hesse [1]) in die Oeffentlichkeit gelangt.

Nach allen diesen Widersprüchen hat Pringsheim selbst, 1874, die Frage von neuem bearbeitet und in neuem Sinne zu lösen gesucht. [2]) Er schliesst Formen, wie *Myzocytium*, von seiner Discussion aus und beschränkt diese auf ächte Saprolegnieen mit Nebenästen, besonders *Saprolegnia* und *Achlya*. Bei diesen findet er in dem Befruchtungsvorgang einen, wie er sich ausdrückt, combinirten Act. Der erste Theil dieses bestehe darin, dass das Antheridium an bestimmte Stellen der Oogoniumwand anwächst, oder, wie Pringsheim sagt, mit diesen copulirt. Diese Stellen bleiben dünnwandiger, als der übrige Umfang des Oogoniums, sie können bei bestimmten Arten wie Warzen oder selbst wie kleine Aestchen nach aussen vorragen, dem Antheridium gleichsam entgegenwachsen. Der zweite Theil besteht dann in der bekannten Austreibung der Befruchtungsschläuche und ihrer Einwirkung auf die Eier. Pringsheim constatirte, dass die Schläuche, eventuell ihre Zweige, gegen die Eier wachsen bis zur festen Berührung mit diesen; er stellt den von Cornu behaupteten langsamen Uebertritt des Protoplasma aus dem Schlauche ins Ei bestimmt in Abrede, ebenso ein Eindringen der Schlauchspitze in das Ei; er zeigt, dass jedenfalls nur ein kleiner Theil des Antheridium-Inhalts zur Befruchtung verbraucht wird, weil jener oft kaum vermindert ist, wenn die Eier längst die Anzeichen stattgehabter Befruchtung erkennen lassen. Wie aber die Befruchtung selbst stattfindet, lässt er unentschieden, es sprechen ihm nur manche Umstände mit grosser Wahrscheinlichkeit dafür, dass die Schläuche in unmittelbarer Nähe des zu befruchtenden Eies, aber frei, d. h. ohne letzterem angewachsen zu sein, sich an ihrer Spitze öffnen und ihren Inhalt hervortreten lassen. Andere, und zwar nicht im Oogonium, sondern an ausserhalb dieses an Antheridien beobachtete Erscheinungen führen dann zu der Annahme, dass jener Inhalt ruckweise ausgestossen werde in successiven kleinen Portionen, deren jede ihren Leistungen nach einem Samenkörper entspräche, wenn auch an ihnen eine bestimmte Gestalt und Structur nicht erkannt wird.

---

[1]) *Pythium de Baryanum*, ein endophytischer Schmarotzer. Halle 1874.

[2]) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. IX, p. 203.

Es ist klar, dass man mit alledem in der Hauptsache nicht viel weiter ist, als im Jahre 1857. Nur die bestimmt geformten Samenkörper sind aufgegeben, das bekannte Anwachsen der Antheridien an das Oogonium erhält den Namen Copulation, welcher bei unbefangener Betrachtung der Thatsachen nichts weiter ist, als ein ungeeigneter Name für eine längst bekannte Sache; — ungeeignet deswegen, weil Copulation in der Zeugungslehre eine sehr bestimmte und ganz andere Bedeutung besitzt, als die, in welcher Pringsheim das Wort hier ganz unvermittelt eingeführt hat; — und über den eigentlichen Act oder Schlussact der Befruchtung ist man noch ebenso im Unklaren, als im Jahre 1857.

Bei den anderen, der Nebenäste entbehrenden Saprolegnieen liegt die Controverse einfacher. Die Bedenken, welche, wie erwähnt, schon von Pringsheim selbst in seinen früheren Arbeiten gegen die Deutung jener Schwärmzellchen bildenden Exemplare als männlicher Pflanzen nicht verschwiegen worden waren, vermehrten sich, und Cornu konnte ohne Widerspruch in seiner Arbeit behaupten, dass alle jene Schwärmzellchen, welche Pringsheim für Samenkörper diöcischer Arten gehalten hatte, nicht den Saprolegnieen angehören, sondern in diesen wachsenden Parasiten aus der Gruppe der Chytridien. Hiervon ist derzeit wohl Jedermann überzeugt und Cornu's ausgedehnte und vortrefflich durchgeführte Aufspürung solcher parasitischer Chytridien hat hierzu wesentlich beigetragen. Die Ueberzeugung gründet sich aber, wie Pringsheim [1]) sehr richtig hervorhebt, nicht auf eine correcte Beweisführung, denn von keiner der in Frage kommenden Formen ist der Entwicklungsgang vollkommen untersucht, noch direct bekannt, dass und wie sie als Parasit in ihren Wirth gelangt; vielmehr beruht jene Ueberzeugung lediglich auf der Vergleichung der fraglichen Formen mit anderen, nicht in Saprolegnieen vorkommenden Chytridien, welche seit Pringsheim's Arbeit von 1857 wirklich genau bekannt geworden sind.

Nach Abweisung der Pringsheim'schen Samenkörper und Antheridien, und angesichts der Thatsache, dass die Oogonien ohne Nebenäste mit anderen, durch Nebenast-Antheridien augenscheinlich befruchteten, in allen übrigen Beziehungen vollständig übereinstimmen, stellte sich Cornu die Frage, wie nun die Befruchtung jener erfolge. Er beantwortet dieselbe mit der Annahme, dass dieses durch bewegliche, den Zoosporen ähnliche (daher bis jetzt von ihnen noch nicht klar unterschiedene) Samenkörper geschehe, welche durch die Löcher der Oogoniumwand zu den Eiern dringen. Beobachtet ist hiervon nichts; und die von Cornu als directe Stütze für seine Hypothese vorgebrachten schönen Beobachtungen an seiner Mono-

[1]) Jahrb. IX, p. 191.

blepharis können für Saprolegnieen nicht directer angewendet werden, als etwa jene über Befruchtung bei den Oedogonien, weil bei Monoblepharis nach Allem, was wir über sie wissen, die Einrichtungen eben andere sind, als bei den Saprolegnieen. Erlösung von der somit in der Luft stehenden Hypothese brachte Pringsheim's letztcitirte Arbeit, indem sie zeigt, wie alle derzeit festgestellten Thatsachen übereinstimmend darauf hinweisen, dass jene Oogonien ohne Nebenäste überhaupt nicht befruchtet werden, ihre Oosporen vielmehr ohne Befruchtung parthenogenetisch, wie er es nennt, ausbilden.

2. Beobachtungen. Allgemeiner Gang.

Gegenüber der dargestellten Verwickelung der Ansichten handelt es sich vor allen Dingen darum, die Thatsachen klar zu legen durch Beobachtung einer Anzahl von Formen, welche die vorkommenden Verschiedenheiten möglichst vollständig repräsentiren. Ich war bei diesem Bestreben seitens des Materials nicht sonderlich begünstigt. Seltene Formen, wie Cornu's Rhipidien, *Apodya*, konnte ich nicht erlangen; und insbesondere bedaure ich, trotz jahrelanger Bemühungen die *Achlya racemosa* nicht haben erhalten zu können, welche, nach den vorhandenen Darstellungen zu urtheilen, für die Entscheidung der schwierigsten Fragen das günstigste Object sein muss. Aus dieser für mich ungünstigen Lage erwächst aber andrerseits der Vortheil, dass ich vorzugsweise mit ganz gewöhnlichen Formen arbeiten musste, welche überall leicht zu haben sind, so dass Jeder Gelegenheit hat, die mitzutheilenden Resultate zu controliren.

Da es sich nicht um Untersuchung einzelner Zustände handelte, sondern um Verfolgung eines bestimmten Entwicklungsabschnittes in seinem ganzen Verlaufe und Zusammenhang, so wurde vor allen Dingen Sorge getragen, günstige Einzelobjecte direct im Gesichtsfelde des Mikroskops durch alle fraglichen Stadien zu verfolgen; Objectträger-Culturen, besonders solche mit hängenden Wassertropfen in feuchter Kammer sind dazu nothwendig. Untersuchungen von einzelnen Zuständen, welche grösseren, nicht auf dem Objectträger gemachten Culturen entnommen wurden, dienten dann zur Controle der gewonnenen Resultate. Was die Culturen im Hängetropfen betrifft, so zeigte sich, dass dieselben von den meisten untersuchten Formen, auch von den grösseren *Achlya*- und *Saprolegnia*-Arten vortrefflich ertragen werden. Bei gehöriger Sorgfalt kann man diese Pilze tagelang gesund wachsen sehen. Da die meisten Formen auf todten Insecten erfahrungsgemäss am besten gedeihen, so wählte ich, nach manchem Hin- und Herprobiren, für die Hängetropfenculturen als Substrat gewöhnlich Fliegenbeine, weil solche den Vorzug haben, einestheils in ihrer Muskelsubstanz dem Pilze aus-

reichende Nährstoffe zu liefern, anderntheils die faulenden Muskeln in dem Chitinpanzer zusammenhalten und hierdurch die Culturtropfen vor Verunreinigung einigermaassen schützen. Für die spontan pflanzenbewohnenden Formen dienten kleine Keimpflänzchen, besonders von *Lepidium sativum* gewöhnlich als Substrat, und zwar je nach Bedarf entweder lebende oder durch Eintauchen in heisses Wasser getödtete. Letztere sind auch für die Cultur der gewöhnlich insectenbewohnenden Formen ein brauchbares, für manche Fälle vorzuziehendes Substrat. Dass jene Arten, welche in bestimmten lebenden Pflanzen streng parasitisch wachsen, in diesen cultivirt wurden, ist selbstverständlich.

Die kleineren Arten, wie die untersuchten Pythien, erhalten in den Hängetropfen gewöhnlich dieselbe Ueppigkeit, wie bei Cultur im Grossen. Bei den stärkeren Saprolegnieen bleiben die Exemplare auf kleinen Substratstücken, wie den Fliegenbeinen, klein, und zwar jedenfalls wegen des spärlichen Gehaltes dieser Stücke an Nährstoffen, denn auf denselben Stücken tritt die gleiche Erscheinung auch bei Cultur in grossen Gefässen ein. Die Kleinheit besteht aber nur in der geringeren Zahl, manchmal auch in geringeren Dimensionen der sich ausbildenden Organe. Bau und Entwicklung dieser sind, wie die Controle zeigt, ganz die gleichen, wie bei Cultur im Grossen. Für die Untersuchung sind jene kleinen Exemplare daher günstiger, als die anderen, weil bei ihnen die Uebersicht leichter, die aus der höheren Zahl der Sporen, Eier, Antheridien erwachsenden Complicationen geringer sind.

3. Pythium de Baryanum.

(I, 1—19.) [1]

Hesse's *Pythium de Baryanum*, welches mit Sadebeck's *Pyth. Equiseti* identisch ist, befällt sehr häufig als Parasit junge feucht gehaltene Sämlinge dicotyler Pflanzen, zerstört dieselben, wie Hesse des Näheren beschrieben hat, zunächst an der Bodenoberfläche und bringt sie zum Umfallen. Die Keime dieses Pilzes sind in Gartenerde sehr verbreitet, man kann sich denselben daher leicht verschaffen, wenn man schnell keimende Samen, z. B. die von *Lepidium*, *Camelina*, *Capsella* in nass gehaltene Erde sät und von den aufgehenden Pflänzchen diejenigen sammelt, welche bald nach dem Aufgehen umfallen. In dem Gewebe dieser letzteren ist das Mycelium des Pilzes enthalten; es kann hier auch Oosporen bilden. Bringt man sie aber in sehr feuchte Umgebung oder direct in Wasser, so beginnt es sofort aus der Oberfläche der Pflanze hervor ins Freie zu wachsen und hier ebenfalls reichlich Oosporen zu produciren.

---

[1]) Die römischen Zahlen bezeichnen jedesmal die Tafel, die anderen die Figuren auf denselben.

Für die Cultur in Wassertropfen auf dem Objectträger und für die hier in Rede stehenden Fragen ist *P. Equiseti* daher ein bevorzugt günstiges Object; es wurde aus diesem Grunde und wegen seiner Aehnlichkeit mit Cornu's *P. gracile* zuerst zur Untersuchung gewählt.

Zur Gewinnung des Materials diente *Lepidium sativum.* Geeignete, den Pilz enthaltende Stücke der Pflänzchen (auch künstlich inficirter) wurden dann in flache, auf dem Objectträger ausgebreitete oder am Deckglas in feuchter Kammer hängende Wassertropfen gebracht zur Beobachtung des sich ausbreitenden Pilzes.

Das Mycelium dieses besteht aus zarten, reichlich und unregelmässig racemös verzweigten cylindrischen Schläuchen, welche anfangs querwandlos und von feinkörnigem Protoplasma dicht erfüllt sind, später, zumal nach Beginn der Oogoniumbildung, immer Querwände in wechselnder Zahl und Anordnung erhalten. An den Zweigen verschiedenster Ordnung entstehen, in oft beschriebener Weise, die Oogonien als terminale, seltener intercalare kugelige Anschwellungen, welche von dem aus dem Tragfaden fortwährend einströmenden körnigen Protoplasma stets gleichmässig dicht erfüllt bleiben, bis sie ihre definitive Grösse erreicht haben. Ist letzteres eingetreten, so grenzt sich das terminale Oogonium durch eine, das intercalare durch zwei Querwände von dem tragenden Fadenstück ab. Dieses ist bis dahin gerade, cylindrisch oder höchstens nach der Insertionsstelle des Oogoniums hin schwach conisch verbreitert. Von einem Antheridium ist nichts vorhanden; erst nach Abschliessung des Oogons beginnt in seiner Nähe die Antheridienbildung. (Vgl. Fig. 9, 14, 19.)

In der, bis auf relativ seltene, nachher zu erwähnende Ausnahmen, herrschenden Regel entsteht das Antheridium in unmittelbarster Nähe des eben abgeschlossenen Oogoniums an demselben Thalluszweige. Seine Form und Stellung ist nach den Einzelfällen verschieden. In dem einfachsten, am wenigsten häufig, jedoch keineswegs absolut selten vorkommenden Falle grenzt sich das dem Oogonium anstossende gestreckt cylindrische oder cylindrisch-conische Stück, ohne seine Form wesentlich zu ändern, durch eine Querwand als besondere Zelle ab, um nachher als Antheridium zu fungiren. Bei intercalarer Stellung des Oogoniums liegt das Antheridium daher vor oder hinter diesem in der Continuität des Tragfadens; terminale Oogonien sitzen dem Antheridium wie einer geraden Stielzelle auf. (Fig. 9 *b*, 14, 17.)

Sehr oft kommt zweitens die Bildung krummer Stielantheridien zu Stande. Nach Abgrenzung eines terminalen Oogoniums nämlich beginnt dicht unter diesem ein auf entgegengesetzten Seiten ungleiches intercalares Wachsthum des tragenden Fadenstücks, derart, dass dieses bogig gekrümmt oder selbst hakenförmig geknickt, auf der bevorzugten Seite convex und ausgebuchtet, auf der gegenüberliegenden gerade oder meistens concav wird. Hat dieses

Wachsthum eine Zeit lang gedauert, so hält es inne und das betreffende Fadenstück grenzt sich durch eine Querwand zur Antheridienzelle ab, welche als krumme, mehr oder minder schief keulenförmige Stielzelle das Oogonium trägt. Die Krümmung ist am stärksten unmittelbar unter dem Oogonium; dieses wird daher aus seiner anfänglich auf dem gerade aufrecht gedachten Träger ebenfalls gerade aufrechten Stellung mehr und mehr seitwärts geneigt, so dass es schliesslich schräg oder rechtwinklig absteht oder selbst nach abwärts sieht. Die Grade der auf diese Weise schliesslich erreichten Krümmungen sowohl wie die Stärke der Ausbuchtungen sind nach den Individuen aufs mannichfaltigste verschieden, von leichter Biegung bis zur jähen Knickung. (Vgl. Fig. 9 *a*, 12, 1 *b*.)

Wohl die häufigste, soweit ohne genaue Statistik behauptet werden kann, ist die dritte Hauptform der Antheridienbildung, die der Zweigantheridien. (Fig. 1, 13 *a*, 19.) Unweit einer Querwand, welche das Oogonium abgrenzt, tritt an dem Tragfaden eine seitliche Ausbuchtung wie ein Zweiganlage hervor, krümmt sich sofort concav gegen das Oogonium und wächst nach diesem zu, um sich ihm mit dem stumpfen Scheitelende fest anzupressen. Ist dieses geschehen, so kann das Längenwachsthum noch einige Zeit andauern, der Bogen, welchen der Zweig beschrieb, also weiter werden. Das dem Oogonium angepresste Ende schwillt zugleich in individuell sehr verschiedenem Maasse keulig an. Zuletzt grenzt sich auch hier das dem Oogonium angepresste Endstück des Zweiges, welches durchschnittlich etwa 4—6mal länger als breit ist, durch eine Querwand als Antheridienzelle ab. Die Krümmungsgrade, Grösse der Ausbuchtungen und hieraus resultirenden Specialgestalten dieser sind nicht minder mannigfaltig, als bei den krummen Stielantheridien.

Nicht minder wechselnd als diese Gestaltungen ist der specielle Ursprungsort des Antheridienzweiges und das Verhältniss zwischen der Gesammtlänge des letzteren und der Länge des Antheridiums für sich allein. Jener Ursprungsort liegt vorwiegend häufig dicht neben dem Oogonium, so dicht, dass die Seitenwand des Antheridienzweiges in die gerade Verlängerung der jenes begrenzenden Querwand fällt. Er kann aber auch weiter, selbst mehrere Tragfadenbreiten weit von der Oogonienwand entfernt sein. Die Länge des Antheridiums selbst kann jener des gesammten Antheridienzweiges gleich, der ganze Zweig also Antheridium sein, die dieses unten begrenzende Querwand in die Verlängerung der Seitenwand des Tragfadens fallen. Oder aber das Antheridium ist kürzer als der Seitenzweig, dessen Endstück es bildet, es ist, nach der Saprolegnieen-Terminologie, alsdann das Endstück eines kurzen Nebenastes.

Vom Zeitpunkte der ersten Anlegung des Antheridienzweiges an kommt, zumal bei terminalen Oogonien, zu den beschriebenen Erscheinungen meist noch die weitere hinzu, dass

der Tragfaden auf der Seite der Zweiginsertion durch intercalaren Zuwachs, und zwar an der Insertionsstelle selbst, länger wird als auf der gegenüberliegenden Seite. Folge hiervon ist eine jähe Krümmung oder Knickung des mit dem Oogonium endenden Fadens nach letzterer Seite zu, und diese Krümmung geht oft so weit, dass das Oogonium ganz zur Seite gedrängt wird und der Antheridienzweig in die gerade Verlängerung des Tragfadens zu stehen kommt. Im fertigen Zustande sieht es alsdann aus, als sei das Antheridium terminal und das Oogonium ein kurzer, oft rechtwinklig abstehender Seitenast; eine Erscheinung, welche in vielen direct verfolgten Fällen die beschriebene Entstehung zeigte, und in keinem der fertig beobachteten der Zurückführung auf die gleiche Entstehungsweise Schwierigkeiten gemacht hätte. (Vgl. Fig. 19.)

Für alle Fälle terminaler Oogonien fand ich fast immer nur die Bildung e i n e s Antheridiums, nach einem der drei beschriebenen Modi; sehr selten zwei nebeneinander entspringende Zweigantheridien. In den Fällen intercalarer Oogonien kann entweder ebenfalls nur ein Antheridium neben der einen Insertionsfläche, oder eines neben jeder von beiden Insertionsflächen des Oogons auftreten, und zwar entweder Stielantheridien oder Zweig-Antheridien. (Fig. 18.) Sehr selten erhält ein intercalares Oogon drei Antheridien, indem an seiner einen Seite zwei Zweigantheridien nebeneinander auftreten. — Das Mitgetheilte wird genügen, um die Haupterscheinungen bezüglich der besprochenen Verhältnisse für die regulären Fälle klar zu machen. Auf alle die möglichen Combinationen und kleinen Abänderungen noch näher einzugehen, möge dem Leser wie dem Verfasser erspart bleiben.

Es erübrigt nur noch, ein Wort hinzuzufügen über den oben angedeuteten Ausnahmefall. Derselbe besteht darin, dass ein Zweigantheridium nicht von demselben Thalluszweige entspringt wie das Oogonium, an welches es sich anlegt, sondern, als Seitenzweig, von einem andern Aste, der mit dem oogontragenden von dem gleichen Stamme seinen Ursprung nehmen oder auch einem ganz anderen Zweigsysteme angehören kann. Ich habe die Entwicklung dieser Erscheinung nicht lückenlos von Anfang an verfolgen können. In allen beobachteten Fällen aber entsprang das Antheridium von einem Aste, welcher schon zur Zeit der Entstehung des Oogons örtlich dicht bei diesem gelegen haben musste; das Antheridium musste also an seinem Träger in der Nähe des Oogons hervorgewachsen sein, nachdem letzteres ausgebildet war. Ich hebe dieses hier einstweilen hervor, um später ausführlicher darauf zurückzukommen (vergl. Fig. 13 *b*).

Der Bau des Antheridiums ist immer der gleiche und kommt auf die nämliche Weise zu Stande, gleichviel welches der specielle Entstehungs- und Gestaltungsmodus ist. Während des Wachsthums wandert aus dem Tragfaden stark lichtbrechend-trübes, grössere Körner in

individuell verschiedener Quantität führendes Protoplasma ein; nach Abgrenzung durch die Querwand ist die Volumenzunahme und Gestaltung, soweit sie ausserhalb des Oogons stattfindet, fertig. Es folgt nun mässige Verdickung der Wand, während das Protoplasma zunächst keine auffallenden Veränderungen zeigt. Es erfüllt, in der angegebenen Beschaffenheit, den Innenraum zum grössten Theile, nur in der Mitte dieses lassen sich oft hellere Räume, Vacuolen von wechselnder Gestalt und Zahl erkennen, und bei dauernder Beobachtung sieht man in der ganzen Protoplasmamasse stetig und allseitig wechselnde Verschiebung der fixirbaren Theile, wechselnde Protoplasmabewegungen stattfinden, wie solche für protoplasmareiche Zellen allbekannt sind.

Das Oogonium verdickt nach seiner Abschliessung die Membran ebenfalls, auf das etwa dreifache der ursprünglichen Stärke; und zwar ringsum annähernd gleichmässig, mit Ausnahme der Ansatzfläche des Antheridiums, welche etwas dünner bleibt und oft zugleich etwas nach innen eingedrückt wird. Der ganze Innenraum wird zuerst, soweit erkennbar, überall gleichförmig erfüllt von dicht- und feinkörnigem, daher dunkelem Protoplasma. Auch in diesem herrscht dauernde langsam wechselnde Verschiebung. Bei scharf eingestellter Profilansicht sieht man die Anordnung der peripherischen Körnchen sich fortwährend ändern, einzelne Randstellen abwechselnd von Körnern frei und dann wieder von solchen erfüllt; auch im Innern lässt sich Verschiebung erkennen. Zugleich wird deutlich, dass die kleinen Körner nach und nach zu grösseren zusammenfliessen, die anfangs feinkörnige Masse wird mehr und mehr grobkörnig. Lichtbrechung und Reagentien erweisen jetzt, dass die gröberen Körner wenigstens sehr vorwiegend aus Fett bestehen.

Ist die grobkörnige Beschaffenheit eingetreten, in den beobachteten Fällen etwa 3 Stunden nach Abschliessung des Oogons, so beginnt die dunkele Körnermasse weiter und dauernder von der Peripherie zurückzutreten, anfangs unter starkem stetem Wechsel ihres Gesammtumrisses, allmählich aber stabilere Form und glatteren Contour annehmend und sich zu einer Kugel zusammenziehend, deren Durchmesser durchschnittlich etwa $^1/_5$ kleiner ist als der des Oogoniums, deren Oberfläche also von der Membran dieses um einen breiten Zwischenraum absteht. Die Kugel ist das Ei. An ihrer immer noch langsam undulirenden Oberfläche wird nach und nach eine dünne, aber scharf begrenzte hyaline Schicht sichtbar, welche die Körnermasse umgibt wie eine zarte Haut. Ich will sie die Hautschicht nennen und muss dahingestellt sein lassen, ob sie zuerst nur eine Protoplasmaschicht oder ob sie von Anfang an eine sehr zarte Cellulosemembran ist. Jedenfalls ist sie weich und nachgiebig und folgt den Undulationen der Eioberfläche, so lange diese andauern. (Vergl. Fig. 1, 9--11, 14).

Nicht die ganze Protoplasmamasse des Oogons gestaltet sich zum Ei, sondern nur der, allerdings weitaus grösste, die groben Körner führende Theil derselben. Ein anderer, kleinerer Theil, er mag Periplasma heissen, bleibt als blasse, ungleichmässig feinkörnig trübe Ausfüllung des Zwischenraums zwischen Eioberfläche und Oogonwand zurück.

Mit Formation des Eies beginnen auch in dem Antheridium Veränderungen, welche die Befruchtung vorbereiten. Mitten aus seiner, wie erwähnt oft schon vorher ins Oogonium eingedrängten Ansatzfläche wächst eine stumpfe, cylindrische oder conische Ausstülpung, der Befruchtungsschlauch, durch die Oogoniumwand hindurch, gerade auf das Ei zu, um dieses alsbald zu erreichen und sich ihm mit seinem Ende fest aufzupressen. Der Schlauch ist zart contourirt; er enthält zunächst nur ganz homogenes, trübes Protoplasma. Der übrige Theil des Antheridiums erscheint zunächst unverändert. (Fig. 1, 2, 11, 12, 15, 17.) Wenn aber die Hautschicht auf dem Ei scharf hervortritt, so sieht man plötzlich, oft fast ruckweise eine Sonderung in dem Protoplasma des Antheridiums. (Fig. 3, 4.) Eine dünne zarte, ziemlich homogene Schichte, die wiederum Periplasma heissen möge, bleibt wandständig, die grössere Masse, welche Gonoplasma genannt sei, tritt in Form eines unregelmässigen dicken Stranges in den Mittelraum. Das Periplasma kleidet die Wand lückenlos aus, hier und da Anschwellungen zeigend, die durch fadenförmige Stränge verbunden und sammt diesen in stetem langsamem Wechsel der Gestalt und Stellung begriffen sind, bis zum schliesslichen Absterben des Antheridiums. Das Gonoplasma nimmt die Gesammtheit der grösseren Körner auf, es bildet, wie gesagt, einen strangartigen, fast die ganze Länge des Antheridiums durchziehenden Körper, mit nirgends scharf gezeichnetem Umriss, von dem Periplasma durch einen schmalen hellen Zwischenraum getrennt. In dem einen, Fig. 3 abgebildeten Falle war der Strang anfangs durch einen schrägen hellen Streif in zwei ungleiche Portionen getheilt; in den anderen beobachteten Fällen fehlte eine derartige Erscheinung. — Das Gonoplasma beginnt nun sofort durch den Schlauch in das Ei zu wandern (Fig. 5, 6). Zwischen diesen beiden besteht nun offene Communication, zwischen den Protoplasmen beider Continuität. Die Wanderung dauert, bis alles Gonoplasma in das Ei getreten ist; nur selten sah ich kleine Portionen desselben in dem Raume des Antheridiums dauernd zurückbleiben. Die Bewegung des Uebertritts ist langsam; sie dauerte in den beobachteten Fällen (im Mai, bei kühlem Wetter) eine bis zwei Stunden. Die ganze Masse rückt langsam vor, wie ein träger zäher Strom, keines der Körner zeigt eine Spur selbstständiger Bewegung. Kommt bei der Wanderung ein grösseres Körnchen in die Nähe des Schlauches, so sieht man es zu Spindel- oder Stäbchenform verschmälert, und dann entweder in kleinere unterscheidbare Körnchen zertheilt werden oder der Beobachtung ganz

entschwinden, indem es in der umgebenden Substanz zerfliesst wie in einem Lösungsmittel. Durch den Schlauch wandert nie ein gröberes Korn, nur ganz kleine Körnchen durchziehen in einfacher Reihe hintereinander seine Mittellinie; sein übriger Raum wird durch homogene Substanz eingenommen.

Der Eintritt der optisch unterscheidbaren Theilchen des Gonoplasma in das Ei ist meistens sehr klar zu sehen, weil mit Beginn der Einwanderung die grobe Körnermasse des Eies rings um die Ansatzstelle des Schlauches von der Oberfläche zurücktritt, einen schmalen, hyalinen Abschnitt, Empfängnissfleck, freilassend, dessen Umriss übrigens gegen die Körnermasse hin in fluctuirender Bewegung bleibt. In die hyaline Substanz des Fleckes treten nun die Theilchen des Gonoplasma, eins nach dem andern, ein, um dann gegen die dunkele Körnermasse zu rücken und in dieser zu verschwinden.

Mit dem Uebertritt des Gonoplasma beginnt die Eioberfläche sich vollständig zu glätten. Sie ist jetzt, d. h. während der Uebertritt noch im Gange ist, von einer zarten, aber distincten, durch Chlorzinkjod von dem Inhalt scharf trennbaren Cellulosemembran umgeben, welche nur an der Ansatzstelle des Schlauches eine Unterbrechung hat. Diese wird nach Beendigung des Uebertritts ebenfalls geschlossen (Fig. 7, 9 *a*), das ganze Ei ist ringsum von der Cellulosemembran umgeben, meist ganz glatt-kugelig, manchmal an der Ansatzstelle des Schlauches mit einem auf diesen passenden kleinen conischen Fortsatz. Das Ei tritt nun in den Reifungsprocess zur Oospore ein, von welchem später die Rede sein wird. Das Periplasma des Oogoniums schrumpft zu einem blassen, die Oospore locker umgebenden unregelmässigen Sacke zusammen; das des Antheridiums behält eine Zeit lang seine beschriebene Beschaffenheit bei, um nach 1—2 Tagen mit der übrigen Umgebung des Oogoniums unter Beihülfe der Bacterien langsam zu Grunde zu gehen. Von den bei in Rede stehender Species relativ seltenen Fällen der Anlegung von zwei, sehr selten sogar drei Antheridien an ein Oogonium kam keines im Stadium der Antheridienentleerung zur lückenlosen Beobachtung, öfters aber solche Exemplare, wo die zwei oder drei Antheridien mit ihren Schläuchen der jungen Oospore aufsassen und ihr Gonoplasma entleert hatten (Fig. 18). Wäre letzteres nicht in das Ei gewandert gewesen, so hätte es in dem Oogonium irgendwie wahrnehmbar sein müssen, was thatsächlich nicht der Fall war. Es ist daher als sicher anzunehmen, dass auch bei vorliegender Species das Ei das Gonoplasma von mehr als einem Antheridium aufnehmen kann. Bei anderen der beschriebenen zum Theil sehr nahe stehenden Arten ist dies die ganz vorherrschende Regel.

4. Pythium proliferum, gracile, megalacanthum, Artotrogus.

(I, 20—26. II, 3—15.)

Von solch anderen zu Pythium zu stellenden Species — über welche ich anderwärts ausführlicher zu berichten gedenke — nenne ich hier zunächst eine neuerdings auf todten Insecten und Pflanzentheilen in Wasser reichlich beobachtete Form, welche meinem *P. proliferum*[1]) mindestens so ähnlich ist, dass sie hier diesen Namen führen kann. Die Sexualorgane (I, 20, 21) derselben gleichen denen des sonst gut unterschiedenen *P. de Baryanum* in jeder Beziehung und in allen Entwicklungsstadien so sehr, dass ein allgemein gültiger sicherer Unterschied für sie nicht angegeben werden kann. Die Antheridien sind wohl durchschnittlich kleiner, zumal kürzer und, wo sie als Zweigantheridien auftreten, viel weniger gekrümmt als bei erstbeschriebener Art, doch liegt hierin, gegenüber der für diese selbst geltenden Mannichfaltigkeit, kein fester Charakter. Die Oogonien sind denen der anderen Species an und für sich genau gleich. Ihre Stellung ist vorwiegend intercalar, seltener, zuweilen jedoch auch, terminal. Manche erhalten nur ein Antheridium, die meisten zwei, manche auch drei und mehr. Die Antheridien entspringen in der Regel wie bei voriger Art dicht neben dem Oogonium; sie haben zuweilen die Form von Stielantheridien, meistens von Zweigantheridien, und stehen in letzterem Falle zuweilen paarweise nebeneinander an einer der das Oogon begrenzenden Querwände. Auch der Fall kommt vor, dass an ein Oogon Antheridien hinzutreten, welche von einem morphologisch fern, aber räumlich dem Oogon sehr nahe gelegenen Thallusfaden ihren Ursprung nehmen (Fig. 20). Ich sah solche Antheridien auch bei dieser Species immer ohne oder mit ganz kurzem Stiel der Seite eines Fadens inserirt, welcher dicht neben dem Oogon, dem sie sich ansetzten, herlief; in einem Falle erhielt ein Oogon 5 Antheridien, von denen wenigstens 3 von nur örtlich nahe benachbarten Fäden entsprangen.

Wo 2 oder 3 Antheridien zu einem Oogon gehen, findet auch hier in der Regel die Entleerung des Gonoplasmas aller in das Ei statt, und zwar, soweit ich beobachten konnte, successive, in übrigens rascher Aufeinanderfolge. Doch sah ich auch von 2 Antheridien das eine unentleert bleiben unbeschadet der normalen Ausbildung der Oospore. Manchmal fanden sich neben den ausgebildeten Antheridien anscheinend rudimentäre, d. h. gegen das Oogon wachsende Aussackungen des Tragfadens, welche auf dem Zustande in erster Entstehung begriffener Zweigantheridien verharren (Fig. 21). Oogonien resp. Eier, in welche nicht wenigstens

---

[1]) Jahrb. f. wiss. Bot. II. p. 182.

ein Antheridium sein Gonoplasma entleerte, habe ich aber weder bei dieser noch bei der vorigen Species gesehen.

Eine Schenk's *P. gracile*, meinem *P. reptans*[1]) in der Zooporenbildung völlig gleiche, hier mit ersterem Namen zu bezeichnende Form stimmt in der Entwicklung der Sexualorgane mit den vorigen ebenfalls in den wesentlichen Punkten durchaus überein, wie die in Fig. 6—15, Taf. II gegebene Abbildung eines durch die successiven Entwicklungsstadien verfolgten Exemplars zeigt. Ich habe von dieser Species zahlreiche terminale Oogonien mit je einem Zweigantheridium beobachtet, wie das abgebildete. Dass auch die anderen bei den erstbeschriebenen Arten beobachteten Zahlen- und Stellungsverhältnisse vorkommen können, ist wahrscheinlich, wurde jedoch nicht sicher constatirt. Da die Oogonien sich nur (in todten Pflanzentheilen) im Innern der Gewebe, intra- und intercellular finden und im Vergleich zu denen anderer Arten sehr klein sind, war es nicht leicht über diese Verhältnisse völlig ins Klare zu kommen. Einige Besonderheiten derselben werden theils in nachstehender Tafelerklärung theils an anderem Orte beschrieben werden.

Pythium megalacanthum nenne ich eine sehr stattliche Form, welche besonders ausgezeichnet ist durch ihre grossen, von vielen spitz conischen Aussackungen der Wand stacheligen Oogonien. Dieselbe wurde in Kresse-Keimpflänzchen gefunden und in diesen reichlich cultivirt wie die beiden erstbeschriebenen Arten. Sie verträgt wie diese die Objectträgercultur sehr gut, nur mit der unerwünschten Einschränkung, dass sie Oogonien zwar immer reichlich im Innern der befallenen Gewebe, aber nur selten an den aus diesen ins Freie tretenden Thallusästen bildet. Immerhin gelang es in einigen Culturen, an letzteren sehr reiche und vollständige Oogonienentwicklung zu beobachten; mit den an diesen erhaltenen Resultaten stimmen alle übrigen beobachteten Erscheinungen vollständigst überein.

Die Entwicklung der Oogonien (Fig. 3—5, Taf. II) ist, abgesehen von den schon angegebenen Besonderheiten der Gestalt, dieselbe wie bei den vorigen Species; nicht minder ihre theils terminale, theils intercalare Stellung. Haben dieselben ihre volle Grösse erreicht, so treten an die meisten auch Antheridien heran. Diese entspringen aber bei *P. megalacanthum* niemals, soweit ich beobachtet habe, in naher morphologischer Nachbarschaft des Oogoniums, welchem sie sich anlegen; die morphologischen Ursprungsorte von beiderlei sich vereinigenden Organen liegen so weit auseinander, dass es mir nie gelungen ist, sicher zu entscheiden, ob die Zweige, welche ein Oogon und seine Antheridien trugen, in letzter Instanz

[1]) Vgl. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. l. c.

von einem und demselben Hauptstamm des Thallus ihren Ursprung nahmen, und ob ein und derselbe Hauptstamm an den einen seiner Zweige Antheridien, an anderen Oogonien zu bilden vermag, oder ob beiderlei Organe rein eingeschlechtigen Individuen oder wenigstens Sprosssystemen entstammen, was freilich wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat.

Die Antheridien entstehen vielmehr so, dass von Thalluszweigen, welche dem erwachsenen Oogon örtlich benachbart sind, keineswegs nothwendig von den allernächsten, aber doch nur solchen, deren Entfernung nicht viel mehr als etwa zwei Oogondurchmesser beträgt, Aestchen gegen das Oogon wachsen und ihre Enden zu Antheridien ausbilden. Sind in solcher Nähe eines Oogons zur Zeit seiner Ausbildung andere Thalluszweige nicht schon vorhanden, so erhält dieses keine Antheridien, was thatsächlich öfters zu beobachten ist. Die antheridienbildenden Aestchen wachsen an ihren Trägern seitlich hervor, gerade oder verschiedentlich und in nicht allgemein charakteristischer Form gekrümmt auf das Oogonium zu, ihr anschwellendes Ende tritt in einen der Zwischenräume zwischen den Stachelfortsätzen und nimmt die Gestalt einer eiförmigen, meist etwas schiefen Blase an, die mit ihrem breiten Ende der Oogonwand fest anwächst und sich durch eine Querwand zur Antheridienzelle abgrenzt. Manche Oogonien erhalten auf diese Weise nur ein Antheridium; die meisten mindestens zwei, oft drei und vier. In letzterem Falle erfolgt die Entwicklung aller zu einem Oogon tretenden ohngefähr gleichzeitig und können dieselben entweder von demselben Tragästchen als dessen kurze Auszweigungen, selbst dicht nebeneinander entspringen (Fig. 3) oder einzeln von verschiedenen Seiten und Zweigsystemen kommende Tragästchen endigen.

Der Anlegung der Antheridien folgt im Oogon die Ballung des Eies, seine Sonderung von dem körnigen Periplasma, dann die Austreibung eines breiten dicken Befruchtungsschlauches seitens jedes Antheridiums und die Wanderung des Gonoplasma durch diesen in das Ei; endlich die Abschliessung des letzteren durch eine feste ringsum gehende Membran zu der nunmehr reifenden Oospore. Was von diesen Processen beobachtet werden konnte, geht wie bei den erstbeschriebenen Arten vor sich, mit dem geringen Unterschiede, dass in dem Antheridiums die Sonderung des Gonoplasma von dem wandständig bleibenden Periplasma weniger scharf und plötzlich erfolgt wie dort und dass die gesammte Entwicklung langsamer fortschreitet. Für die Beobachtung mancher Einzelheiten ist *P. megalacanthum* wegen der Grösse und der Stachelbesetzung seiner Oogonien allerdings ein minder günstiges Object als die oben beschriebenen Arten, doch überzeugt man sich leicht von der vollen Uebereinstimmung mit diesen, wenn man letztere zuvor kennen gelernt hat.

In dem vorwiegend häufigen Falle der Vereinigung zweier und mehrerer Antheridien mit

einem Oogonium ist es ganz allgemeine Regel, dass jene sämmtlich ihr Gonoplasma in das Ei ergiessen, und zwar, soweit ich beobachtet habe, nicht gleichzeitig, sondern eine unmittelbar nach der andern. Nur in seltenen Fällen sah ich von mehreren an einem Oogonium ansitzenden Antheridien eins oder das andere unentleert bleiben, und zwar nur in alten Culturen, wo die Zersetzung des Substrats so weit vorgeschritten war, dass die Annahme eingetretener Störung des normalen Entwicklungsverlaufs begründet erschien.

Die Bildung einer Oospore oder auch nur eines Eies ohne Vorhandensein eines Antheridiums kommt bei *P. megalacanthum* ebensowenig wie bei den übrigen Arten vor. Allerdings wurden bei ersterem gar nicht selten Oogonien beobachtet, an welche aus dem oben genannten, oder vielleicht auch aus irgend einem andern Grunde kein Antheridium herantrat. Solche gehen ohne Eibildung entweder zu Grunde oder verhalten sich vegetativen Schläuchen insofern ähnlich, als sie vegetative oder Sporangien bildende Zweige, Sprossungen austreiben können, wie anderwärts beschrieben werden soll.

Schliesslich sei noch kurz eine dem *P. megalacanthum* in der Oogonienform ähnliche Art beschrieben, welche am besten *P. micracanthum* genannt würde, wenn sie nicht schon den alten Namen *Artotrogus hydrosporus* Montagne besässe. Sie wurde vorzugsweise in Gesellschaft des *P. de Baryanum* beobachtet und kann wie dieses auf Objectträgern cultivirt werden. In Bezug auf die hier zu behandelnden Erscheinungen verhält sie sich den beschriebenen Arten gleich, bis auf folgende Eigenthümlichkeiten. (Vgl. I, 22—26.) Die mit kleinen spitzen Stachelaussackungen versehenen Oogonien sind selten terminal, meist intercalar; die Antheridien habe ich nie anders denn als intercalare oder Stielantheridien beobachtet, meistens jedesmal in Einzahl; ob intercalare Oogonien auch zwischen zwei Antheridien eingeschaltet sein können, ist mir nicht ganz klar geworden. Nur äusserst selten (Fig. 26) fand ich die Antheridienzelle oogonwärts keulig oder flaschenförmig verbreitert. In den bei weitem meisten Fällen behält sie stets die schmale Cylinderform des Tragfadens bei; sie ist etwa 3—6mal so lang als breit und zunächst nach ihrer Entstehung von einer beliebigen cylindrischen Gliederzelle dieses in nichts verschieden. Ihre Abgrenzung geht der Ballung des Eies um eine kurze Frist voraus. Ihr bis dahin wandständiges Protoplasma sondert sich sodann in ein sehr blasses, spärliches Periplasma und einen die Mitte einnehmenden scharf umschriebenen Körper, welcher erst Spindelform und körniges Gefüge zeigt und sich dann meist rasch zu einem unregelmässig cylindrischen oder rundlichen, fast homogenen glänzenden Klumpen zusammenzieht. (Fig. 23, 24.) In den anscheinend normalen Fällen sieht man nun diesen Klumpen nach der Ansatzstelle des Oogons rücken, zur Oberfläche des Eies vordringen und vollständig in dieses einfliessen. In einigen Fällen sah ich

nur einen Theil des Körpers übertreten, der Rest blieb im Antheridium, nach und nach zerfallend; die Ausbildung der Oospore verlief normal. In den vollständig beobachteten Fällen brauchte der Gonoplasmaklumpen bis zur Vollendung des Uebertritts etwa 45 Minuten. Während letzterer stattfindet, ist die offene Communication zwischen Antheridium und Ei ungemein deutlich; an günstigen Exemplaren sieht man einen sehr zarten leeren Befruchtungsschlauch von dem entleerten Antheridium zur Eioberfläche gehen. Die Entstehung dieses muss sehr rasch erfolgen und mit dem Einrücken des Gonoplasmakörpers coincidiren, denn bevor letzteres stattfindet, wollte es mir nie gelingen, ihn zu sehen. Man sieht nicht selten ein Oogonium zwischen zwei einander ähnlichen cylindrischen Zellen eingeschaltet, die Entleerung beider ins Ei konnte ich aber niemals sicher constatiren.

5. Phytophthora omnivora.

(III, 9—27.)

Unter vorstehendem Namen sei hier eine Peronosporee aufgeführt, welche zahlreiche Phanerogamen-Species als Parasit befällt und, wie anderswo gezeigt werden soll, schon unter verschiedenen Namen beschrieben worden ist; so von Schenk[1]) als *Peronospora Sempervivi*, von R. Hartig[2]) als *Phytophthora Fagi*. Die nachstehend darzustellenden Beobachtungen wurden vorzugsweise gemacht an Exemplaren, welche cultivirte *Sempervivum*-Formen und *Clarkia elegans* bewohnten. Da der Pilz in morphologischer Beziehung viel Aehnlichkeit mit *Pythium* zu haben schien, so war eine Vergleichung der Eientwicklung wünschenswerth, und da die Erfahrung gelehrt hatte, dass er unter Wasser gut gedeiht, so schien er zur Cultur in feuchter Kammer nicht minder geeignet zu sein als die Pythien. Die in letzerer Hinsicht gehegten Erwartungen haben sich allerdings nicht ganz erfüllt, indem das Mycelium kaum aus den befallenen Pflanzenstücken hervorwuchs und keine frei auf dem Objectträger liegenden Oogonien bildete. Dennoch war es möglich, eine Reihe genügender Beobachtungen zu erhalten, weil die Oogonienbildung sehr oft in den Zellen der Epidermis oder auf der Innenfläche dieser stattfindet, bei *Clarkia* sogar auf der Aussenfläche, auf welche einzelne Fäden durch die Zellmembranen hindurch treten, um zwischen dieser und der alsdann berstenden Cuticula Oogonien und Antheridien zu bilden. Abgezogene Epidermisstücke aber sind durchsichtig genug, um bei geeigneter Lage und Beleuchtung eine genaue Beobachtung des in oder auf ihnen befindlichen

---

[1]) Sitzungsber. d. Naturf. Gesellschaft zu Leipzig. Juli 1875.

[2]) Untersuchungen aus dem Forstbotan. Institut zu München I. und Botan. Zeitung, 1878 p. 138; 1879 p. 511.

Pilzes zu gestatten, und dieser wird durch die Procedur des Abziehens und Eintauchens in Wassertropfen so wenig in seinem Wachsthum gestört, dass es oft gelingt, die Entwicklung der Oogonien von ihrer ersten Anlegung bis zur vollen Reife der Oosporen an solchen Präparaten zu verfolgen, welche beim Beginn der Beobachtung noch keine Spur einer Oogoniumanlage zeigen. Das Hauptergebniss der Untersuchung besteht darin, dass die Befruchtungsvorgänge der *Phytophthora* den für *Pythium* beschriebenen sehr ähnlich verlaufen. Nach Voranstellung dieses allgemeinen Resultats kann die Einzelbeschreibung kürzer gefasst und bei derselben vorwiegend Rücksicht auf Hervorhebung der Unterschiede genommen werden.

Das sowohl inter- wie intracellular verbreitete und reich verästelte Mycelium des Pilzes hat die für Peronosporeen überhaupt bekannten Eigenschaften; ältere Schläuche zeigen regellos gestellte Querwände; bestimmte Haustorien sind nicht vorhanden.

Die Oogonien entstehen als stumpfe seitliche Aussackungen eines Thallusfadens, seltener als ebensolche Anschwellungen des Endes eines längeren Seitenzweiges, sehr selten fand ich sie intercalar. Wenn dieselben noch kaum dicker sind, als ihr Tragfaden und nicht länger als breit, so liegt ihnen schon eine gewöhnlich von demselben Tragfaden nahebei entspringende Aussackung oder Endanschwellung von ähnlicher Gestalt und Grösse einerseits fest an: der Anfang des zugehörigen Antheridiums. Beide jedesmal zusammengehörige Organe werden also hier der Regel nach dicht bei einander und fast gleichzeitig angelegt und treten von ihrer ersten Entstehung an in feste gegenseitige Berührung. Sie sind in der ersten Zeit nicht sicher von einander zu unterscheiden. Ob die Anlegung des Oogons jener des Antheridiums doch um kurze Zeit vorausgeht, war bei dem gewöhnlich dichten Gewirre von Zweigen und Zweiganlagen an fructificirenden Orten nicht möglich mit Sicherheit festzustellen. Von den wenigen beobachteten Fällen intercalarer Oogonien konnte nur in einem der Ursprung des Antheridiums erkannt werden und zwar als der eines dicht neben dem Oogon stehenden Seitenzweigleins. Fälle von Antheridien, welche von dem zugehörigen Oogon morphologisch entfernten Ursprungsort haben, mögen vorkommen, wurden jedoch nicht mit voller Bestimmtheit constatirt; denn selbst in solchen wie Fig. 22 könnten beide Organe als Schwesterzweige an einer Umbiegungsstelle eines Tragfadens entstanden sein.

Beide Organe sind von Anbeginn an mit dunkel feinkörnigem Protoplasma dicht erfüllt und bleiben dieses während ihrer zunächst stattfindenden Grössenzunahme und Differenzirung. Die Oogoniumanlage wächst zu einer im allgemeinen kuglig-birnförmigen, gegen ihre Ursprungsstelle hin in einen individuell ungleich langen cylindrischen Stiel verschmälerten Blase heran, deren specielle Formen jedoch nach dem Raume, in welchem die Entwicklung stattfindet,

mannichfach wechseln können, innerhalb geräumiger Epidermiszellen von *Sempervivum* z. B. die angegebene Normalgestalt annehmen, aber schmal ei- oder birnförmig werden, wenn sie sich dem engen Raume einer Spaltöffnungs-Nebenzelle anbequemen müssen. Ist die unter steter Einwanderung von Protoplasma stattfindende Volumzunahme und Gestaltung vollendet, so wird das Oogonium durch eine Querwand von dem Stiele getrennt. Die Membran wird nun, mit Ausnahme der dünner bleibenden Ansatzstelle des Antheridiums, stark verdickt, sie nimmt dabei oft schon jetzt die licht-gelbbräunliche Farbe an, welche an den meisten Exemplaren zur Zeit der Oosporenreife auffällt. Gleichzeitig geht in dem Protoplasma ein successives Zusammenfliessen der »Körnchen« zu grossen, untereinander ziemlich gleichen Fettkugeln vor sich, welche in homogen-trüber Grundsubstanz suspendirt sind, theils dicht aneinander gedrängt, mit nur ganz schmalen Interstitien, theils breite, von der Grundsubstanz allein ausgefüllte Lücken frei lassend. (Fig. 9.) Letzterer Fall, also relative Armuth an Fettkugeln, trat besonders an solchen Objectträgerculturen auf, welche vor Beginn jeglicher Oogonienbildung in Angriff genommen waren. Die Lostrennung der Präparate von dem in der Blattsubstanz verbreiteten Mycelium hatte hier augenscheinlich die Zufuhr der Protoplasma-Gemengtheile vermindert. Nichtsdestoweniger verlief auch hier gewöhnlich die Weiterentwicklung normal bis zur vollen Reife der Oosporen.

Gleichzeitig mit dem Heranwachsen des Oogoniums zeigt die zugehörige Antheridium-anlage ganz ähnliche, nur viel weniger ausgiebige Wachsthumserscheinungen. Sie nimmt die Gestalt einer etwa schief eiförmig oder schief keulenförmig zu nennenden Blase an, welche in einen sehr kurzen Stiel verschmälert ist und sich von diesem ebenfalls durch eine Querwand abgliedert; mit dem Oogonium bleibt sie in fester Verwachsung und zwar in einem ihrem oberen Ende und ihrer kürzeren Seite angehörigen Flächenstück. Da sie sammt ihrem Stiele kaum halb so lang wird als das Oogon, und da die beiden Organe dicht nebeneinander entspringen, so bleibt sie immer der unteren Hälfte des Oogoniums, nicht weit über der Querwand, angewachsen. Im einzelnen sind die Antheridien noch viel mannichfaltiger und unregelmässiger als die Oogonien gestaltet, augenscheinlich in Folge des Druckes, welcher einerseits von Thallus und Wirthgewebe, andererseits von dem gleichzeitig stärker wachsenden Oogonium auf die heranwachsende Anlage ausgeübt wird. (Fig. 9, 11, 22.)

Die Wand des Antheridiums wird wenig verdickt, jedoch immer dicker als jene der Thallusschläuche. Bis zum Abschluss durch die Querwand wird sie, ähnlich dem Oogonium, von dichtkörnigem Protoplasma erfüllt. Alsdann wird dieses allmählich der Hauptmasse nach homogen-trübe, bläulichglänzend und in der homogenen Grundmasse treten grössere, theils

kugelige, theils länglich spindelförmige Körner auf, je nach Individuen in sehr ungleicher Menge, Gestalt und Anordnung und bei demselben Individuum mit der gesammten Protoplasmamasse in steter langsamer Beweguug und Verschiebung.

Diese Differenzirungen im Antheridium vollziehen sich gleichzeitig mit jener der Fettkugeln in dem zugehörigen Oogonium. Haben dieselben die bisher beschriebenen Stadien durchlaufen, so beginnt in letzterem die Bildung des Eies. (Fig. 10, 22.) Die Fettkugeln rücken in centripetaler Richtung zusammen, um miteinander einen dichten Ballen zu bilden, in dem sie jedoch durch schmale Streifen homogener Zwischensubstanz stets voneinander gesondert bleiben. Bei Einstellung des optischen Medianschnittes des Ballens erscheinen die Fettkugeln deutlich, wenn auch nicht gerade sehr regelmässig, in radiale Streifen um einen nicht immer genau centrischen organischen Mittelpunkt geordnet. Anfangs hat der Ballen wie bei *Pythium* unregelmässigen und lebhaft wechselnden Umriss, allmählich glättet er sich und es tritt rings um seine Oberfläche eine doppelt contourirte homogene Hautschicht auf. Die Grösse des Ballens ist je nach der verschiedenen Plasmamenge verschieden; bei den oben erwähnten, schlecht ernährten Objectträgerculturen war sie oft auffallend gering. Mit der Glättung ist gewöhnlich auch Abrundung zur ohngefähren Kugelform verbunden, doch kann diese auch erst später erfolgen und die Gestalt des schon mit der Hautschicht versehenen Ballens noch die unregelmässig wechselnde bleiben. Der nach der Specialform des Oogonium individuell verschieden breite Raum zwischen der Oogoniumwand und der Eioberfläche erscheint auf den ersten Blick von wasserheller Flüssigkeit erfüllt. Bei näherer Untersuchung erkennt man jedoch ringsum eine stellenweise ungleiche, manchmal selbst feinkörnige, wolkige Trübung, welche anzeigt, dass auch hier ein allerdings dünnes Periplasma ringsum abgeschieden wird. Immer ist diese Abscheidung bei der vorliegenden Species sehr auffallend und charakteristisch unmittelbar vor der Ansatzfläche des Antheridiums (Fig. 14—16, 21—23), indem von dieser aus ein trüber dichter Protoplasmastreifen gegen die zugekehrte Seite des in Bildung begriffenen Eies ausgespannt ist, derart, dass letzteres oft wie an demselben aufgehangen erscheint. Auch sieht man öfters, wenngleich nicht immer, die Abgrenzung des Eies, soweit es mit diesem in Berührung ist, langsamer als in dem übrigen Umfang erfolgen und vor Vollendung dieser Abgrenzung das Ei gegen den Streifen hin conisch verschmälert. Der Streifen ist an der Ansatzstelle des Antheridiums ungefähr so breit wie diese, sonst an Gestalt sehr ungleich und in wogender Bewegung fortwährend wechselnd. Einmal sah ich ihn von der gewöhnlichen Stelle langsam an eine Seite des Eies wandern, ohne an jene wieder zurückzukehren; die Befruchtung verlief in diesem Falle nachher normal.

Ist die Glättung des Eies vollendet, so treibt das Antheridium von der Mitte der Ansatzfläche aus gegen jenes eine cylindrisch-keulenförmige, von homogen-trübem Plasma erfüllte Aussackung, den Befruchtungsschlauch. (Fig. 13.) Derselbe ist da, wo er von der Ansatzstelle entspringt und die Oogoniumwand durchbricht, sehr eng. Er presst sein Ende dem Ei fest auf, derart, dass dieses oft einen tiefen Eindruck erhält; dann schwindet in der Mitte der Berührungsfläche die scharfe Umschreibung der Hautschicht, diese erscheint durchbrochen und man sieht nun durch die Mittellinie des Schlauches eine dunklere, unbestimmt körnige Plasmamasse langsam aus dem Antheridium gegen das Ei wandern, bei sehr deutlichen Exemplaren an der Ansatzstelle die Fettkugeln zurückdrängend, so dass dieselben einen breiten trüb-feinkörnigen »Empfängnissfleck« frei werden lassen. (Fig. 14—16, 25, 26.) Dieser Zustand dauert etwa 2—3 Stunden; dann ist plötzlich die successiv derber und glatter gewordene Haut der Kugel auch zwischen Empfängnissfleck und dem jetzt oft breit anschwellenden Schlauchende wieder geschlossen; sie hat jetzt die Eigenschaften einer zarten Cellulosemembran; die Fettkugeln rücken langsam wieder ein, es beginnt die Reifung der Oospore. (Fig. 17, 27.)

Eine diesen Processen vorausgehende Sonderung einer distincten Gonoplasmamasse, wie bei *Pythium*, konnte ich in den Antheridien der in Rede stehenden Pflanze nicht beobachten und auch während des Befruchtungsvorgangs ist in dem Antheridienraum keine für diesen charakteristische Veränderung zu bemerken. Die sichtbare Hauptmasse des Protoplasma in demselben behält ihr früheres Aussehen und ihre früheren langsamen Veränderungen und Verschiebungen bei, und von letzteren kommt es, dass der Raum zuweilen leerer zu werden scheint oder dass grössere Körner wirklich eine Zeit lang nach dem Befruchtungsschlauch zu rücken. Oft genug sieht man solche Bewegungen wieder rückläufig werden. Nach allen diesen Thatsachen geht nur ein sehr kleiner, der Form nach vorher nicht als gesondert erkennbarer Theil des Protoplasma des Antheridiums als Gonoplasma in die Eikugel über. Die Hauptmasse bleibt ohne charakteristische Veränderung bis nach geschehener Befruchtung. Erst jetzt wird das Protoplasma in dem Antheridienraum sowohl wie in dem sehr zartwandig bleibenden Befruchtungsschlauch nach und nach im ganzen blasser und durchsichtiger, oft jedoch mit schärfer hervortretenden kleinen Körnchen. Noch nach vollendeter Reife der Oospore ist es oft in reichlicher — jedoch individuell sehr ungleicher — Menge erhalten. (Vgl. Fig. 18, 24.)

Das Periplasma des Oogoniums zeigt während und nach der Befruchtung keine weitere bemerkenswerthe Gestaltung. In dem den Befruchtungsschlauch umgebenden Strang dauern die wechselnden Bewegungen eine Zeit lang fort; sie können zu Anhäufungen führen, durch

welche der Schlauch selbst zeitweise für die Beobachtung vollständig verdeckt wird. Zuletzt zerfällt die ganze Masse unregelmässig in Klümpchen oder Tropfen, welche schliesslich kaum mehr zu erkennen sind.

Die Zeit, welche für die beschriebene Entwicklung, von der ersten Anlegung der Oogonien bis zur vollendeten Befruchtung erforderlich ist, beträgt, nach den beobachteten Culturen, ohngefähr 48 Stunden. In zwei Präparaten von *Sempervivum*-Epidermis z. B. fand sich am 16. Juli Mittags nur Mycelium; am 17. zahlreiche Oogonien und Antheridien; am 18. Eibildung und Befruchtung im Gange; am 19. sind die Oosporen bis auf einzelne Nachzügler fertig. Die völlige Reife trat bei einzelnen fixirten Exemplaren erst am 22. und 23. ein, also etwa 7 Tage nach der ersten Anlegung. Der Befruchtungsprocess begann sowohl in diesen als in anderen Culturen an den meisten Exemplaren Abends und lief über Nacht ab, eine Erscheinung, welche der Beobachtung natürlich recht hinderlich ist. In den bei Tage beobachteten Exemplaren verliefen von Beginn der Ballung der Eikugel bis zur vollendeten Befruchtung etwa 8 Stunden und mehr; in dem Fig. 13—16 abgebildeten Exemplar von der Austreibung des Befruchtungsschlauchs bis zur Abschliessung der Oospore ziemlich genau 4 Stunden; um die Oberfläche des Eies zu erreichen, hatte der Schlauch etwa 40 Minuten gebraucht.

Die Beschreibung, welche R. Hartig[1]) von dem Befruchtungsprocesse seiner *Phytophthora Fagi* gibt, weicht in mehrfacher Hinsicht von der vorstehenden ab. Die wesentlichste Differenz besteht darin, dass nach Hartig der grösste Theil des plasmatischen Inhalts des Antheridiums in das Oogonium übertreten und dass sich erst nachdem dieses geschehen ist der gesammte Inhalt des Oogons von der Wand zurückziehen soll, um sich dann mit einer Membran zu umgeben und zur Oospore zu werden. Hartig selbst gibt an, diese Dinge nicht direct beobachtet zu haben. Da das Vorstehende einerseits das Ergebniss continuirlicher directer Beobachtungsreihen ist, andererseits an der Identität des von Hartig und von mir untersuchten Pilzes kaum ein Zweifel bestehen kann, so wird der Grund jener abweichenden Darstellung eben in der Unvollständigkeit der Beobachtungen liegen, auf welche sie sich gründet, und von den anderen, minder wichtigen Differenzen das Nämliche gelten. Meine Behauptung der Identität des Hartig'schen Pilzes und des meinigen gründet sich, wie hier nur kurz bemerkt sein mag, auf die vollkommene morphologische Uebereinstimmung beider und auf die Thatsache, dass die in Rede stehende *Phytophthora* leicht von *Sempervivum* oder *Clarkia* auf *Fagus* und umgekehrt übertragen werden kann, wovon anderwärts ausführlicher geredet werden soll.

[1]) Untersuchungen aus dem forstbotan. Institut zu München. I. p. 49, 50.

6. Peronospora.

(II, 16—20 u. III, 1—8, 28, 29.)

Die bei der *Phytophthora* gewonnenen Resultate forderten auf zu einer Revision der früheren Angaben über den Befruchtungsprocess der ächten Peronosporen. Solche liess sich vornehmen mit *P. Alsinearum* (*Stellariae mediae*), *P. affinis* (*Fumariae officinalis*) und besonders, wegen günstiger Beschaffenheit des disponibeln Materials, mit *P. arborescens* (*Papaveris dubii*). Es zeigte sich, dass diese Pilze, auch wenn ihre Wirthpflanzen völlig unter Wasser getaucht sind, die Eier normal ausbilden und, nach erfolgter Befruchtung, normal ausreifen, und dass das Gleiche der Fall ist mit erwachsenen Oogonien, wenn man dieselben, in Schnitten aus dem Wirthgewebe, in Hängetropfen-Cultur in feuchte Kammer gebracht hat. An solchen Präparaten, — am besten hinreichend dünnen Längsschnitten durch das Parenchym des Wirthes, — lassen sowohl die in den intact gebliebenen Intercellularräumen liegenden, als auch am Rande des Schnitts frei ins umgebende Wasser ragende Exemplare den Entwicklungsprocess bis zur vollen Reife der Oospore verfolgen. Die erste Anlegung von Oogon und Antheridium wurde in solchen Präparaten allerdings nicht gesehen. Die zu schildernden Beobachtungen beginnen vielmehr mit dem Stadium, wo Oogon und Antheridium ihre volle Grösse erreicht haben, mit feinkörnigem Protoplasma dicht erfüllt und durch die Querwand abgegrenzt sind.

Der ganze Verlauf der in Frage stehenden Entwicklung, von dem Zusammenfliessen der »Körnchen« des Protoplasma zu den grössern Fettkugeln an, bis zur Bildung der festen Membran um das befruchtete Ei ist, kurz gesagt, bis auf einige, minder wesentliche Modificationen, der gleiche wie bei der *Phytophthora*. Man sieht, mit anderen Worten, ein und dasselbe Individuum die in meinen Arbeiten von 1861 und 1863[1]) beschriebenen Stadien in derselben Succession durchlaufen, welche damals aus der Vergleichung verschiedener, ungleich ausgebildeter Individuen erschlossen wurde. Nur der Befruchtungsact selbst ist dort nicht ganz vollständig beschrieben.

Was die angedeuteten Modificationen betrifft, so ist die Menge des bei der Ballung des Eies in der Peripherie verbleibenden Periplasmas eine viel grössere als bei *Phytophthora*. Dasselbe füllt den breiten Raum zwischen Wand und Ei aus als eine farblose, trübe, je nach dem Individuum mit Körnchen und Klümpchen verschieden reichlich durchsetzte Masse. Von seiner Betheiligung bei der Bildung der Oosporenwand wird im 12. Abschnitt die Rede sein. Bei den grösseren Dimensionen aller Theile tritt besonders an dem zu befruchtenden Ei von

---

[1]) Ann. Sc. nat. 4. Ser. Tom. XX.

P. arborescens die strahlige Gruppirung der Fettkugeln um einen, nicht immer gerade genau im mathematischen Centrum gelegenen Organisationsmittelpunkt viel deutlicher hervor als bei *Phytophthora*. Die peripherischen Kugeln erscheinen keilförmig, mit dem breitern abgerundeten Ende nach aussen gekehrt. Gegen die Mitte wird die Anordnung minder regelmässig, die Kugeln selbst etwas kleiner. Einen distincten Kern zu unterscheiden war nicht möglich; doch ist nicht selten an dem Orte des Organisationsmittelpunkts ein rundlicher heller Fleck, eine hyaline Lücke zwischen den glänzenden Fettkugeln vorhanden. Langsame undulirende Veränderung des Umrisses findet auch hier bis nach vollendeter Befruchtung statt. Bei *P. Alsinearum* bleiben die Fettkugeln viel kleiner, ihre radiale Anordnung ist daher minder deutlich.

Das Verhalten des Befruchtungsschlauches konnte bei *P. arborescens* genauer beobachtet werden. Er wächst gerade auf das Ei los und presst sein Ende fest auf dieses, so dass an der getroffenen Stelle die scharfe Grenze zwischen beiden Organen verwischt erscheint. An derselben Stelle wird ferner die Oberfläche des Eies etwas nach innen gedrückt und weichen die Fettkugeln nach innen und seitwärts zurück, um einen homogen-hyalinen Ausschnitt frei zu lassen. Nach 30—60 Minuten erscheint dann die Oberfläche des Eies auch von dem Schlauche scharf abgegrenzt durch die zarte Cellulosemembran, die Fettkugeln rücken wieder in den Raum des hyalinen Ausschnitts, dieser verschwindet; es beginnt nun die Reifung der Oospore. Der Schlauch selbst hat entweder ziemlich regelmässig cylindrische Gestalt oder schwillt an der Ansatzstelle mehr oder minder breit blasig an. Er ist von homogenem oder sehr spärliche Körnchen führendem Protoplasma erfüllt und in dem Stadium seiner festesten Vereinigung mit dem hyalinen Ausschnitte des Eies sah ich mehrmals Körnchen in einfacher Reihe durch seine Mitte gegen den Ausschnitt rücken und an diesem verschwinden. Einmal, in dem Fig. 18—21, Taf. II, abgebildeten Falle, erschien der Inhalt des Schlauches homogen (innerhalb des sehr stark lichtbrechenden trüben Periplasma fast wasserhell), nach Vereinigung mit dem hyalinen Ausschnitt schwoll das aufsitzende Ende breit blasig an, um nach 20—30 Minuten wieder zu der ursprünglichen Cylinderform zusammen zu sinken. In anderen Fällen ist die blasige Anschwellung dauernd. Eine weite offene Communication zwischen Schlauch und Ei und ein Uebertritt grösserer sichtbarer Protoplasmamassen aus jenem in letzteres findet auch hier nicht statt, in der Gesammtmasse des Protoplasma des Antheridiums ist während der beschriebenen Vorgänge und meist lange nach Abgrenzung der Oospore durch eine derbe Membran keinerlei charakteristische Veränderung zu bemerken. Tritt daher überhaupt etwas aus dem Schlauch in das Ei über, was ja nach Analogie von *Pythium* und *Phytophthora* wohl angenommen werden, aber nicht direct gesehen werden kann, so ist dies nur eine minimale

Menge des Antheridieninhalts, welche sich im Momente des Uebertritts in einem optisch nicht mehr direct erkennbaren Zustande — Lösung oder hochgradiger Quellung — befindet. Während des Reifungsprocesses der Oospore tritt dann, wie früher beschrieben, langsames Schwinden des Antheridieninhalts ein.

An *P. Alsinearum* und *Fumariae* konnten die Beobachtungen des Befruchtungsprocesses zwar nicht so vollständig ausgeführt werden, wie an *P. arborescens*, immerhin aber soweit, dass an der vollständigen Uebereinstimmung mit letzterer Species kein Zweifel bleibt.

Bezüglich der ersten Entstehung von Oogon und Antheridium, speciell der gegenseitigen Stellung ihrer Ursprungsorte, habe ich den früheren Darstellungen nichts hinzuzufügen. Ich will diese hier nicht recapituliren, weil ich später doch auf dieselben zurückkommen muss. Nur das Eine sei hier noch hervorgehoben, dass mir bei keiner Peronospora je ein Oogonium mit reifer oder reifender Oospore zu genauerer Beobachtung gekommen ist, an welchem nicht Antheridium und Befruchtungsschlauch nachzuweisen gewesen wären. Allerdings habe ich einzelne Fälle gesehen von Oogonien mit reifenden Oosporen ohne anliegendes Antheridium. Ein solches war aber alsdann in einer seiner Breite ohngefähr gleichkommenden Distanz von dem Oogonium vorhanden und hatte den Befruchtungsschlauch quer durch den Zwischenraum zu diesem hingetrieben. Fig. 22, Taf. II stellt einen solchen Fall von *P. effusa* (im Blatte von *Atriplex patulum*) dar, nach einer alten, aber nach dem aufbewahrten Präparat neu controlirten Zeichnung. Der Befruchtungsschlauch durchbohrt die Oogoniumwand und kann bis an das Exospor der halbreifen Oospore verfolgt werden. Die örtlichen Verhältnisse des Blattdurchschnitts, in welchem das Exemplar enthalten ist, lassen keinen Zweifel daran, dass sich dasselbe in seiner natürlichen Lage befindet und nicht etwa ein durch zufälliges Herausreissen des Schlauches entstandenes Artefact ist. — Eine ähnliche Erscheinung erinnere ich mich einmal an *P. Alsinearum*, im Blüthengrunde von *Stellaria media* gesehen zu haben, ohne sie damals näher haben untersuchen und später wiederfinden zu können.

7. Saprolegnia ferax.

(V, u. VI, 1—17.)

Aus der Gattung *Saprolegnia* habe ich die von mir früher beschriebene *S. asterophora*[1]) untersucht und eine Anzahl von Formen, welche der *S. ferax* im Sinne von Pringsheim's letzter Arbeit[2]) angehören. Ich unterscheide dieselben, aus später darzulegenden Gründen, als

[1]) Pringsh. Jahrb. II, 189.
[2]) Jahrb. IX, 195.

S. monoica, *S. Thureti* und *S. torulosa* und fasse alle drei als *Ferax*-Gruppe oder auch unter dem Collectivnamen *S. ferax* zusammen.

Die Oogonien dieser Gruppe, von welcher hier zunächst die Rede sein möge, sind so allgemein bekannt, dass ich die gröberen Verhältnisse nicht ausführlich zu beschreiben, sondern nur auf frühere Darstellungen, zumal Pringsheim's Abbildungen im 1. Band seiner Jahrbücher zu verweisen brauche. Stehen sie, wie die vorherrschende Regel ist, terminal und frei auf Haupt- oder Seitenzweigen, so haben sie gewöhnlich rund-birnförmige Gestalt, nur ausnahmsweise andere, für besondere Fälle unten noch zu erörternde Formen. Wo sie intercalar stehen oder terminal auf Prolificationen, welche in leeren Zoosporangien eingeschlossen sind, erhalten sie auch Cylinder- oder Tonnenform. Ihre Anordnung, ob terminal auf einzelnen stärkeren Haupttrieben oder auf vereinzelten oder traubig geordneten, geraden, hakig, schraubig gekrümmten Seitenzweigen, oder vereinzelt oder reihenweise intercalar, wechselt mannichfach und gestattet kaum eine übersichtliche Beschreibung. Im Nachstehenden ist vorzugsweise auf einzeln-terminale Bezug genommen. Die kleinen Differenzen von diesen, welche bei anderer Stellung auftreten betreffen lediglich durch letztere bedingte unwesentliche Gestaltverhältnisse und sind hiernach bei der Darstellung der Entwicklungsgeschichte höchstens gelegentlich zu berücksichtigen. Nicht minder wie die Anordnung wechselt die Grösse der Oogonien und die Zahl der Oosporen, welche in den einzelnen gebildet werden, und welche zu dem Volumen des Oogoniums in ohngefähr geradem Verhältniss steht, derart, dass die kleinsten nur eine, die grössten 10—20 und noch mehr enthalten können. Die Grösse der Oosporen selbst schwankt zwischen engeren Grenzen, ihre Gestalt ist fast immer kugelrund, in cylindrischen Behältern, resp. dem cylindrischen Halse lang-birnförmiger auch oval-birnförmig oder abgerundet-cylindrisch, sehr selten auch in runden Oogonien von der Kugelform erheblich abweichend.

Wie Pringsheim in seiner letzten Arbeit gezeigt hat, können sich die Oogonien und Oosporen der *Ferax*-Formen ausbilden mit oder ohne Hinzutritt von Antheridien. Wir betrachten hier zuerst den ersten dieser beiden Fälle, welcher für unsere *S. monoica* charakteristisch ist.

Die Bildung des Oogoniums beginnt, wie oft beschrieben, damit, dass das betreffende (gewöhnlich also terminale) Stück des Thallusschlauches blasig anschwillt, und in dem Maasse als die Anschwellung zunimmt, an feinkörnig vertheiltem Fett reiches Protoplasma in sie einwandert. Hat sie eine bestimmte Grösse erreicht, so grenzt sie sich, als Oogonium, durch eine Querwand von dem sie tragenden Schlauchstücke ab, um dann an Volumen nicht mehr merklich zuzunehmen. Die definitive Grösse, welche sie erreicht, hängt ab von der Menge

des ihr zuströmenden Protoplasma; diese, wie bei Culturen mit eng limitirter Nährstoffmenge sehr deutlich hervortritt, von der Quantität der für die Pflanze disponibeln Nährstoffe. Wenn die Schwellung des Oogoniums begonnen hat, beginnen, meist in seiner Nachbarschaft, Nebenäste als stumpfe Auswüchse an dem Tragfaden vorzutreten. Die Orte, wo sie entstehen, sind nicht allgemein bestimmte; sie können hart neben der Insertionsstelle des Oogoniums oder um mehrere Oogoniumdurchmesser, oft noch viel weiter von dieser entfernt liegen; wenn das Oogon einen kurzen Zweig endigt, an diesem selbst oder an dem ihn tragenden relativen Hauptstamm sich befinden. Nicht minder wechselt nach den Einzelfällen die Zahl der in der Nachbarschaft eines Oogoniums entstehenden und der Grad der Ausbildung, welchen sie erreichen. In letzterer Beziehung sieht man oft manche als kurze, stumpf conische Ausstülpungen ihr Wachsthum für immer sistiren, die meisten allerdings zu schmal cylindrischen, verschiedentlich gekrümmten, oft wiederum ihnen ähnliche Verzweigungen treibenden Aestchen heranwachsen und sich dann einzeln oder zu mehreren gegen das benachbarte Oogonium krümmen, um sich demselben anzuschmiegen. Andere Zweige können frei in das umgebende Wasser hinaus wachsen. Die sich anschmiegenden Aeste erreichen das Oogonium in den genauer verfolgten Fällen vor seinem Abschluss durch die Querwand, oft schon bevor es die Hälfte seiner definitiven Grösse erreicht hat. In fester Berührung mit seiner Oberfläche können sie dann noch ein ferneres Stück in die Länge wachsen und ferner einige Zweiglein treiben, welch letztere alsdann meist ebenfalls dem Oogonium angeschmiegt sind, selten von ihm abstehen. Der ganze beschriebene Process läuft in günstigen Fällen sehr rasch ab; ein Nebenast kann in $1-1\frac{1}{2}$ Stunden von seiner ersten Anlegung an sein Oogonium nicht nur erreicht, sondern mit mehreren Seitenzweigen umgriffen haben.

Die angegebene Succession des Auftretens von Oogonium und Nebenästen beobachtet man an solchen Exemplaren, bei welchen die Oogonien nicht zu dicht beisammen stehen. Sehr üppige Culturen der *S. monoica* zeigen oft eine Menge Oogonium- und Nebenastanlagen in verschiedenen Jugendstadien so nahe bei einander, dass die Möglichkeit aufhört, bestimmte Nebenäste auf ein bestimmtes Oogon zu beziehen, also eine Regel für Succession der Anlegung festzustellen. — Andererseits kommen Oogonien zur Beobachtung, an welche von weit her, oft von ganz entlegenem Haupt-Zweigsystem entspringende Nebenäste sich anlegen. Ueber die relative Entstehungszeit dieser ist ebenfalls nichts Sicheres ermittelt.

Die den Oogonien angeschmiegten Enden der Nebenäste und ihre eventuellen Zweige wachsen in dieser Verbindung noch ein kurzes Stück in die Länge. Dann steht ihr Längswachsthum still, sie schwellen etwas an zu etwa schief keulenförmiger, im einzelnen sehr

mannichfaltiger, oft durch Aussackungen unregelmässiger Gestalt, schliesslich grenzen sie sich durch eine Querwand zum Antheridium ab. Schon aus dem Gesagten folgt, dass ein Oogonium eine oder mehrere Antheridien erhalten kann. Dazu kommt ferner, dass hinter dem an einem Nebenast terminalen nicht selten noch ein zweites Stück des Nebenastes ebenfalls durch eine Querwand zu einem (meist gestreckt cylindrischen) Antheridium abgegrenzt werden kann. Nach allen diesen Daten braucht kaum hinzugefügt zu werden, dass ein bestimmter morphologischer Ort für die Anlegung der Antheridien an das Oogonium nicht besteht, auch wenn jener nur eines vorhanden ist. Das Antheridium wächst der Oogoniumwand immer in relativ grosser Fläche an, gewöhnlich mit seiner ganzen einen Seitenfläche oder wenigstens dem grössten Theil derselben.

Nach Erreichung der definitiven Grösse und Abgrenzung durch die Querwand beginnt in beiderlei Organen die Verdickung der Membran, deren Stärke zur Zeit der Reife aus den früheren Beschreibungen kekannt genug ist.

Seit Pringsheim's erster Arbeit wird diese Membran beschrieben als zur Zeit der Befruchtungsreife von regelmässig vertheilten runden Löchern durchbrochen. Ich habe 1852 Pringsheim's Angabe bald nachher bestätigt und Alle, welche sich später mit Saprolegnieen beschäftigten, sind über dieselbe einig. Seit unseren alten Arbeiten aber scheint Niemand mehr diese Organe genau angesehen zu haben, denn jedes ordentliche heutige Mikroskop lässt bei gehöriger Aufmerksamkeit mit Sicherheit erkennen, dass jene Angabe auf einem, bei unseren damaligen Instrumenten mehr als verzeihlichen Irrthum beruht. Jene in der Flächenansicht der Membran helleren, runden Flecke sind keine Löcher, sondern scharf umschriebene Tüpfel, aussen verschlossen durch eine dünne, aber sehr feste Aussenschicht, welche entweder in der glatten Kugeloberfläche der Wand liegt oder manchmal in Form einer sehr niedrigen scheibenförmigen Prominenz über diese Fläche etwas nach aussen vorspringt. Chlorzinkjod färbt die Wand des Oogoniums, mit Ausnahme der Tüpfel, dunkelrothviolett, die diese verschliessende Aussenschicht bleibt dabei entweder farblos oder nimmt hellblauviolette Farbe an, dieselbe, welche unter den gleichen Verhältnissen die Thallus- und Zoosporangienwände zeigen, nur viel blasser. Zersprengt man die Oogonienwand, so sieht man, zumal nach Einwirkung des genannten Reagens, wie die Risse oft scharf mitten durch die verschliessende Aussenschicht gehen.

Es mag gleich hier hinzugefügt werden, dass das gleiche Verhalten bei allen Formen der *Ferax*-Gruppe stattfindet. Die Zahl der Tüpfel auf der gleichen Membranfläche ist nach

den Individuen sehr verschieden; einzelne, zumal kleine Exemplare, lassen manchmal gar keine Tüpfelung erkennen.

Gleichzeitig mit der Wandverdickung beginnen die ebenfalls schon vielbeschriebenen, die Eibildung vorbereitenden Veränderungen in dem Protoplasma. Dieses erfüllt den Raum des eben abgeschlossenen Oogoniums zunächst als eine, soweit erkennbar überall gleichförmige, dicht und feinkörnige Masse, ohne distincte Vacuolen; bei durchfallendem Lichte erscheint das Organ daher in jeder Einstellung des Mikroskops in der Mitte am dunkelsten, gegen die Peripherie successive heller, durchscheinender. Bald aber beginnt eine Veränderung, welche, allgemein ausgedrückt, darin besteht, dass sich in der Mitte des bisher gleichförmigen Protoplasmakörpers mehr und mehr wässerige Flüssigkeit ansammelt und von einer in gleichem Maasse dichter werdenden und sich schärfer abgrenzenden, die Wand bekleidenden Protoplasmaschichte abscheidet. Zunächst sieht man bei Einstellung des Medianschnittes einen im Ganzen helleren, minder dicht körnigen Mitteltheil, in welchem einzelne schärfer umschriebene, anscheinend völlig wasserhelle Vacuolen erkennbar sind und welcher ohne scharfe Grenze in die dicke, noch gleichförmig körnige peripherische Masse übergeht. Nun treten in dem Mittelraum eine Anzahl Vacuolen, dann an Stelle dieser eine einzige grössere successive deutlicher hervor. In der somit nach innen schärfer begrenzten, noch sehr dicken wandständigen Schicht erscheinen gleichzeitig an verschiedenen Orten kleine, scharf umschriebene, helle rundliche wassererfüllte Räume (Taf. V, 1). Ihre Zahl, Grösse, specielle Form und Vertheilung wechselt, wie dauernde Beobachtung lehrt, an demselben Individuum ziemlich langsam zwar, aber fortwährend. Speciell ihre Vertheilung über eine eingestellte Oberfläche kann zeitweise sehr regelmässig, dann aber wieder eine beliebig irreguläre sein. Fixirt man e i n e solche helle Stelle, so sieht man oft, wie sie ihren Ort wechselt, mit anderen sich vereinigt oder langsam kleiner wird, um nach und nach ganz zu verschwinden. Während dieses wechselnde Spiel andauert, nimmt successive der mittlere wasserhelle Raum an Grösse zu und die wandständige dichte Plasmaschicht in entsprechendem Maasse an Dicke ab. Eine Vermehrung der gesammten Wassermenge in dem Oogonium findet hierbei nicht statt, denn dieses nimmt während der in Rede stehenden Veränderungen an Volumen und Turgescenz nicht zu, im Gegentheil werden seine Durchmesser manchmal um ein Geringes kleiner. Die ganzen beschriebenen Processe können daher nichts Anderes sein, als eine Umlagerung des ursprünglich im Protoplasma vertheilten Wasserquantums in dem Oogonium. Dieselbe beginnt mit dem Auftreten einiger, dann in die eine zusammenfliessender centraler Vacuolen; dann sammelt sich das Wasser successive in den kleinen peripherischen Räumen, um von diesen aus

in den Mittelraum ergossen zu werden. Letzteres geschieht allerdings nicht stossweise, etwa indem eine Vacuole sich plötzlich wie eine platzende Blase in den Mittelraum entleerte, sondern allmählich, relativ langsam. An geeigneten Exemplaren, zumal an Halsstücken birnförmiger (V, 1), sieht man öfters eine peripherische Vacuole langsam gegen den Mittelraum rücken und dann kleiner werden bis zum Verschwinden, dabei jedoch von dem Mittelraum selbst noch getrennt bleiben durch eine Protoplasmalage, in welcher eine gröbere Durchbrechung nicht erkannt werden kann. — Es braucht wohl kaum ausdrücklich gesagt zu werden, dass der angewendete Ausdruck Wasser hier nichts weiter als eine vorwiegend aus Wasser bestehende Flüssigkeit bezeichnen soll, ohne über deren chemische Reinheit etwas auszusagen; und dass mit Constatirung der Thatsache, dass die im Oogonium enthaltene gesammte Menge der wässerigen Flüssigkeit nicht zunimmt, die Frage nach deren etwaiger Mischungsänderung durch endosmotischen Austausch mit dem umgebenden Wasser auch unberührt bleibt.

Da mit Vergrösserung des wassererfüllten Mittelraums die wandständige Protoplasmaschichte successive an Dicke abnimmt, rücken auch die in ihr liegenden kleinen Vacuolen immer mehr nach der Peripherie des Oogoniums zu. Sie erscheinen daher in den Flächenansichten dieses als immer schärfer umschriebene helle Flecke. Sie liegen aber nie in der die Membran berührenden peripherischen Region der Protoplasmaschicht, sondern in der Mitte oder an der gegen den Mittelraum sehenden Innenseite derselben; aussen, innerhalb der Membran, setzt sich das gleichförmig-körnige Protoplasma auch über die peripherischsten hellen Flecke ununterbrochen fort, wie bei scharfer Oberflächeneinstellung deutlich wird. Auch nach der Zahl, Grösse und Vertheilung der hellen Flecke erweist sich die von Pringsheim ausgesprochene Ansicht, diese entsprächen den späteren sogenannten Löchern, d. h. Tüpfeln der Membran, bei einigermaassen aufmerksamer Untersuchung als ein Irrthum — wenigstens bei *S. ferax*; bei andern Arten wird die Sache später noch zu erörtern sein. — Für die meisten Fälle liegt, wie schon Reinke (l. c.) richtig hervorgehoben hat, nicht ein Schein eines Grundes vor für die Annahme einer directen Beziehung zwischen den hellen Flecken und den Tüpfeln, weil zwischen Zahl und Anordnung beider keine Uebereinstimmung besteht. Jene sind in der Regel viel zahlreicher als die Tüpfel, sie finden sich auch an den hie und da vorkommenden Individuen, deren Membran der Tüpfel gänzlich entbehrt. An geeigneten, in glücklich getroffener Profilstellung liegenden Exemplaren (vgl. V, Fig. 1, 2, bei *t*) sieht man klar, dass die Tüpfel stabil vorhanden sind, lange bevor der Wechsel der hellen Vacuolen aufhört; und zwar fand ich sie in den beobachteten Fällen, vielleicht zufälligerweise, nie über einer Vacuole, sondern vielmehr über dichten, vacuolenfreien Stellen der Protoplasmaschicht.

In Folge der Wasserausscheidung geht die Dicke der wandständigen Protoplasmalage successive auf ein Zehntel oder noch weniger des Durchmessers des Oogoniums zurück. In dieser dünnen Schicht erscheinen die Vacuolen flacher, ihre Form in der Flächenansicht geht aus der runden in längliche oder biscuitförmige über, ihre Umrisse werden zarter, endlich sind sie ganz verschwunden, und hiermit ist der Zeitpunkt für den Beginn der Eibildung eingetreten.

Dieser Process (vgl. V, 2—7, 11, VI, 3—11) ist, wie zum voraus bemerkt sein möge, in allen wesentlichen Punkten der gleiche, welches auch die Zahl der zu bildenden Eier sein mag. Er sondert sich in drei, ziemlich scharf unterscheidbare Abschnitte, welche Ballung, Trennung und Glättung der Eier genannt sein mögen.

Die Ballung (V, 2, VI, 3, 4) beginnt damit, dass die bis dahin ringsum ziemlich gleich dicke, oder wenigstens an ihrer Innenseite gleichmässig concave wandständige Protoplasmaschichte an den Orten, welche dem Mittelpunkt der zu bildenden Eier entsprechen, und zwar an allen gleichzeitig, derart anschwillt, dass sie daselbst in Form je eines convexen Buckels in den Mittelraum vorspringt. Diese Orte lassen weder bei Entstehung von einem, noch bei der von mehr als einem Ei irgend eine constante Beziehung zu den Ansatzstellen der Antheridien erkennen. Im Falle der Zwei- bis Mehrzahl der Eier sind sie in nach allen Seiten nahezu gleichen Abständen von einander über die Peripherie des Oogoniums vertheilt.

Jene Anschwellungen der Protoplasmaschichte kommen dadurch zu Stande, dass die inneren Partien derselben nach den Eimittelpunkten zu wandern. Wo sie auf den gewölbten Seiten des Oogoniums liegen, ragen sie anfangs in flach convexer Linsenform, dann halbkugelig, schliesslich als hohe stumpfe Buckeln nach innen vor, und sind in der Flächenansicht ziemlich genau kreisrund und von annähernd dem gleichen Durchmesser wie die reifen Oosporen. Kommt eine Anschwellung in dem Hals eines birn- oder tonnenförmigen Oogons zu Stande (V, 2—4), so erhält dieselbe die Form eines diesen ausfüllenden, nach innen convexen Pfropfs. Sobald die Anschwellung deutlich zu werden beginnt, erkennt man in ihrer Mitte einen scharf umschriebenen, kleinen, runden, körnerfreien hellen Fleck, welcher von jetzt ab dauernd bleibt, resp. nach zeitweiligem Undeutlichwerden immer wieder zum Vorschein kommt. Ohne seine stofflichen Qualitäten genauer untersucht zu haben, darf ich denselben wohl mit grosser Wahrscheinlichkeit für einen Zellkern halten und hinfort Kernfleck nennen. Von den oben als wassererfüllte Räume beschriebenen hellen Flecken ist derselbe durch andere Lichtbrechung verschieden. In eineiigen Oogonien nimmt der Eianfang kaum die Hälfte der Wandfläche ein; in zwei- bis mehreiigen sind die Eianfänge durch entsprechend breite, zusammen ebenfalls annähernd die Hälfte der gesammten Wandfläche einnehmende

Zwischenstreifen getrennt. In dem Maasse nun, als die Eianfänge durch Zufluss von Protoplasma anschwellen, nimmt die Dicke der Schichte ausserhalb und zwischen ihnen ab, indem das Protoplasma aus ihr in die Anschwellungen wandert. Und zwar findet diese Wanderung in der jeweils inneren Partie statt, ihre Aussenseite bleibt, wie auch die der Eianfänge, zunächst der Membran eng anliegend (V, 2, VI, 3, 4). Schliesslich ist ausserhalb der Anschwellungen nur noch eine ganz dünne, die Wand bekleidende Protoplasmaschichte vorhanden, aus welcher man immer mehr vereinzelte Körner und Körnergruppen in jene einwandern sieht.

Da tritt plötzlich das Stadium der Trennung ein (V, 3, VI, 4). Die ganze Protoplasmaauskleidung (sammt den Anschwellungen) löst sich von der Membran los, zwischen beide tritt Wasser. Wo ein einziges Ei gebildet wird, fliesst alsbald die bisher noch ausserhalb desselben gebliebene Wandschicht in dasselbe ein, während es als unregelmässig kugliger Ballen in die Mitte des Oogoniums rückt. Wo mehrere Eier entstehen, ist die sie verbindende Plasmaschicht im Moment der Trennung von der Membran noch ein geschlossener Sack. Dieser reisst aber sofort in Stücke, welche rasch in die ihnen jeweils angrenzenden Eier einfliessen, während letztere, ebenfalls in wenigen Secunden, nach der Mitte des Oogoniums zusammenrücken bis zu dichter gegenseitiger Berührung. An allen diesen Vorgängen nimmt die ganze Menge des Protoplasma Theil; um die Eier bleibt nur Wasser zurück; und zwar erfüllt dieses nun, wie nach dem Gesagten selbstverständlich ist, ganz oder grösstentheils den Raum zwischen der Wand und der von der Eigruppe (oder dem Einzelei) eingenommenen Mitte des Ooganiums.

Die Grösse der Eier nimmt während des Trennungsprocesses ein wenig zu; im Falle der Einzahl anscheinend mehr als in jenem der Vielzahl. Ihre Gestalt sucht sich, wenn ich so sagen darf, der kugligen zu nähern, bleibt jedoch zunächst darum unregelmässig, weil die Oberfläche sich in steter undulirender Bewegung befindet, flache, abgerundete Erhebungen von verschiedener Breite in langsamem Wechsel vortreibend und wieder einziehend. Einige Minuten lang nehmen diese Bewegungen an Intensität ab, die Oberfläche wird glatter gerundet; bei Mehrzahl der Eier ist dies gewöhnlich der Fall, wenn dieselben bis zur Berührung zusammengerückt sind. Nun beginnt aber plötzlich von neuem eine lebhafte Bewegung an der Oberfläche (V, 5, 11, VI, 5—9). Unregelmässig runde, helle, körnige, zart umschriebene Protuberanzen treten an derselben hervor, wie Blasen an einem kochenden Brei. Ihre Zahl, Grösse und die Orte ihres Auftretens sind je nach den Einzelfällen höchst ungleich und unregelmässig. Manche derselben bleiben dem Ei ansitzen; viele trennen sich vollständig los, gleiten dann wechselnd über kurze Strecken hin und her, unter undulirender Aenderung ihres Umrisses. Dieses Spiel dauert einige Minuten, dann fliessen die Protuberanzen, eine nach der

andern wieder in die Eimasse zurück, sowohl die fest sitzen gebliebenen als auch die losgetrennten, und zwar letztere, überall wo eine directe Beobachtung möglich war, immer wieder in dasselbe Ei, von welchem sie sich getrennt hatten. Nur kleine Körnerhäufchen oder einzelne Körner bleiben nicht selten von der Wiederaufnahme in die Eier dauernd ausgeschlossen. Man kann sie dann Tage lang, ruhig oder in tanzender Bewegung, neben den reifenden Oosporen wahrnehmen.

Mit der Einschluckung der Protuberanzen ist der Beginn der Glättung der Eier — meist zur regelmässigen Kugelform — definitiv eingetreten. An ihrer Oberfläche tritt eine dünne, aber scharf umschriebene körnerfreie Schichte — Hautschichte (welche übrigens oft schon in der Periode der Protuberanzen erkennbar ist) deutlich hervor. Zugleich wird in der Mitte der Kernfleck sichtbar, welcher während der Stadien lebhafter Bewegung wenigstens in der grossen Mehrzahl der Fälle nicht erkannt werden kann. Noch ein letztesmal ist jetzt eine auffallendere Veränderung im Protoplasma zu bemerken (V, 6, VI, 10): in der Peripherie, dicht unter der Hautschicht, in Mehrzahl ziemlich gleichförmig über die Oberfläche vertheilt, erscheinen kleine, runde oder linsenförmige wasserhelle Räume, welche aber bald, oft schon nach wenigen Minuten wieder verschwinden. Das Ei stellt nun eine glatte Protoplasmakugel dar, welche innerhalb der Hautschicht und abgesehen vom Kernfleck überall gleichförmig und dicht von mässig grossen, zu grossem Theile aus Fett bestehenden Körnchen durchsetzt ist (V, 7, 12, VI, 11).

Bis zu vollendeter Glättung nimmt das Ei immer merklich an Volumen ab. Es ist daher anzunehmen, dass aus ihm noch Wasser ausgestossen wird, und hiermit dürfte die Protuberanzenbildung sowohl, als besonders das Auftreten und Wiederschwinden der peripherischen wasserhellen Räume zusammenhängen.

Es ist selbstverständlich, dass mit den beschriebenen Bewegungen in einem Oogonium eine Verschiebung der Eier gegeneinander stattfinden muss. Anfangs, nach eben geschehenem Zusammenrücken, ist in der Richtung derselben keine bestimmte Regel zu finden. Mit der Glättung aber beginnt ein langsames Auseinanderrücken, welches dahin führt, dass sie sich in ziemlich, wenn auch nicht genau gleiche Abstände von einander ordnen, derart, dass bei geringerer Zahl alle, bei sehr grosser wenigstens die meisten der Wand nahe treten oder an diese anstossen, um dann zunächst ruhig liegen zu bleiben. Die letztgenannte Bewegung findet ihre mechanische Erklärung in der eben besprochenen Wasserausstossung. Mit Eintritt der Ruhelage hat auch die Volumenabnahme aufgehört.

Die Zeit, welche von beginnender Trennung bis zu vollendeter Glättung erforderlich ist, betrug in den beobachteten Fällen etwa 20 Minuten. Für einige der letzteren ist sie nebst

anderen auf vorstehende Beschreibung bezüglichen Details in der Tafelerklärung näher angegeben. Der Process der Ballung geht viel langsamer von statten; er kann stundenlang dauern; die ihm vorangehenden Stadien nicht minder. Die Geschwindigkeit des Verlaufes hängt augenscheinlich ab von den äusseren Vegetationsbedingungen.

Während aller dieser Veränderungen im Oogonium hat sich in den ihm anliegenden Antheridien die anfangs den ganzen Raum ebenfalls gleichmässig erfüllende Protoplasmamasse zuerst zu einer wandständigen, einen wassererfüllten, manchmal durch Protoplasmastränge gekammerten Mittelraum umgebenden Schicht gruppirt. Dieselbe ist trüb-durchscheinend, von glänzenden Körnern in individuell sehr verschiedener Zahl durchsät, enthält auch hie und da kleine blasse, zart umschriebene, runde, kernähnliche Körper, welche jedoch keineswegs immer erkannt werden können. Sie zeigt die bei protoplasmareichen Zellen gewöhnlichen, allseitig wechselnden Bewegungen, welche an der örtlich wechselnden Dicke der Schicht und der hin- und herströmenden Verschiebung der Körner erkannt werden. Formtheile von allgemein bestimmter Gestalt und Anordnung sind in ihr nicht zu erkennen; insbesondere verdient der nach den Individuen sehr beträchtlich und ganz regellos ungleiche Körnerreichthum ausdrücklich hervorgehoben zu werden.

Meist etwa 5—10 Minuten nach vollendeter Eiglättung, manchmal auch erst später, beginnen nun die meisten Antheridien an ihren Ansatzflächen schlauchförmige Ausstülpungen zu treiben, Befruchtungsschläuche, welche quer durch die Wand des Oogoniums ins Innere dieses dringen. Kleine Antheridien treiben einen Schlauch, grössere können deren zwei, selbst drei bilden (V, 12—19). Sind mehrere Antheridien am Oogonium vorhanden, so kann an einem oder dem anderen die Schlauchtreibung ausbleiben. Treten in ein Oogonium mehrere Schläuche ein, gleichviel, ob sie von demselben Antheridium kommen oder nicht, so beginnt ihre Bildung ohngefähr, aber nicht genau gleichzeitig. Die Orte der Ansatzflächen, an welchen die Schlauchbildung eintritt, sind vorher meistens nicht genau zu bestimmen; insbesondere entsprechen sie nicht nothwendig den Tüpfeln der Oogoniumwand. Manchmal unterscheidet man allerdings schon während der Eiglättung an einer Ansatzfläche einen circumscripten runden Fleck und sieht dann an diesem den Schlauch entstehen; es muss aber auch hierbei meist unentschieden bleiben, ob der Fleck wirklich ein Tüpfel ist. Andererseits kommt es vor, dass ein Tüpfel wirklich in der Ansatzfläche liegt, der Schlauch aber nicht durch ihn, sondern daneben eindringt. In den allermeisten Fällen aber konnte ich von prädestinirten Orten nichts wahrnehmen.

Jeder Schlauch beginnt als ein cylindrischer, an seinem Ende breit abgerundeter, sehr

zartwandiger Auswuchs des Antheridiums, in welchen aus diesem dichtes, homogen trübes, nur einzelne und dann äusserst kleine Körnchen, keine Vacuolen enthaltendes Protoplasma eintritt. Diese Beschaffenheit verbleibt dem Schlauche während seiner demnächst eintretenden Wachsthumserscheinungen und Veränderungen.

Tritt nur ein Schlauch ein und ist nur ein Ei vorhanden, so wächst jener gerade auf letzteres zu und presst sich demselben mit seinem stumpfen Ende, manchmal etwas conisch verbreitert, fest auf (V, 18), während kurzer Zeit so innig, dass oft die Grenze zwischen beiden Theilen verschwunden zu sein scheint. Nach wenigen Minuten aber tritt am Rande der Aufsatzstelle eine Aussackung hervor, welche ihrerseits wiederum rasch zu einem Schlauch auswächst, anfangs wohl immer sich auf der Eioberfläche fortschiebend, später, wenn Raum vorhanden, wohl auch von der Eioberfläche nach anderer Richtung abbiegend. Dieses Wachsthum dauert mindestens mehrere Stunden, es ist in der ersten Zeit am lebhaftesten, der Schlauch erreicht eine beträchtliche, dem Oogoniumdurchmesser mindestens gleichkommende Länge und wächst dann nicht mehr; er zeigt nun stundenlang überhaupt keine nennenswerthen Veränderungen, wovon nachher noch die Rede sein wird. Sobald die Aussackung am Rande der Ansatzstelle begonnen hat, tritt auch die Grenze zwischen Schlauch und Ei wieder scharf hervor; es sieht aus, als sei der Schlauch erst auf das Ei hin und dann seitwärts ausbiegend und über dessen Oberfläche gleitend weiter gewachsen.

Wenn mehrere Eier vorhanden sind und es tritt nur ein Schlauch ein, so wächst dieser erst auf das nächste Ei hin und verhält sich hier wie im vorigen Fall, die Aussackung wächst dann, über das erste hingleitend, zum zweiten, und so geht es, im Falle der Mehrzahl, fort von einem zum andern. Liegt, wie zuweilen vorkommt, ein noch unberührtes Ei seitwärts von dem Wege, welchen der Schlauch erst eingeschlagen hatte, so sieht man diesen oft plötzlich gegen jenes hin abgelenkt werden, um nach ihm hin zu wachsen und mit ihm in Vereinigung zu treten (vgl. V, 16). Auf jedem Ei wiederholen sich die für den ersten Fall beschriebenen Erscheinungen; über das letzte hinaus verlängert sich die Aussackung zu einem gewöhnlich noch recht lang werdenden und in dem Oogoniumraum irgendwo frei endigenden Schlauche. Bei starken mehreiigen Exemplaren kann sich der Befruchtungsschlauch nach seinem Eintritt ins Oogonium verzweigen. Ich sah dieses nur in der Form geschehen, dass an der Ansatzstelle an das erste Ei zwei Aussackungen entstanden. Jede derselben zeigt dann das oben für den einfachen Schlauch beschriebene Verhalten und beide theilen sich in die vorhandenen Eier, derart, dass der aus der einen erwachsene Schlauch, wenn er auf ein mit dem anderen schon in Verbindung getretenes Ei trifft, sich auf dieses

nicht ansetzt, sondern über dasselbe hingleitend, seinen Weg fortsetzt, bis er auf das nächste noch unberührte trifft. Dass Verzweigung auch an anderen Orten des Wegs eines Schlauchs eintreten kann, soll um so weniger in Abrede gestellt werden, als ich selber hierfür noch ein Beispiel, freilich untergeordneter Bedeutung, anzuführen haben werde.

Es ist nun zunächst zu fragen, welche Veränderungen in Schlauch und Ei eintreten, wenn jener sich angesetzt hat. Letzteres wird anfangs oft durch den andrängenden Schlauch ein wenig fortgeschoben und kann durch diese Bewegung seine eventuellen Nachbarn mit verschieben. Bald ist aber zwischen beiden Theilen feste Verbindung vorhanden, eine scharfe Grenze an der Ansatzfläche des Schlauches oft kaum zu erkennen, wie schon oben bemerkt wurde, und in dem Ei selbst weichen jetzt in manchen Fällen die Körner des Protoplasma von der Ansatzstelle zurück, derart, dass an dieser in der dunkel körnigen Masse ein homogen-farbloser linsenförmiger Abschnitt erscheint. Oft ist diese Erscheinung allerdings nicht zu bemerken, und wo sie vorkommt, ist der körnerfreie Abschnitt je nach den Individuen sehr verschieden breit und deutlich. Einmal, in dem Fig. 12—16, Taf. V, abgebildeten cylindrischen Ei, sah ich denselben sogar an einem entfernten Orte der Peripherie auftreten und dann rasch nach der Ansatzstelle hin rücken. Der aufsitzende Schlauch ist, wie schon oben erwähnt, immer von fast homogenem Protoplasma ganz erfüllt. In diesem fällt manchmal auf, dass sich die äusserst kleinen Körnchen in eine Linie ordnen, welche senkrecht auf die Ansatzfläche hinläuft. Man sieht auch, wie Körnchen nach und nach verschwinden; aber dass sie in das Ei einwandern ist niemals zu sehen.

Nach kurzer Zeit tritt dann immer wieder die scharfe Grenze zwischen Schlauch und Ei hervor und die beschriebene Aussackung jenes beginnt. In den farblosen Abschnitt des Eies treten die Körner seines Protoplasmas langsam wieder ein, um nach einigen Minuten die ursprüngliche gleichförmige Vertheilung durch den Eiraum anzunehmen. Den centralen Kernfleck konnte ich während dieser Vorgänge oft zeitweise nicht wahrnehmen, möchte aber hierauf vorläufig kein grosses Gewicht legen, weil bei der grossen Undurchsichtigkeit der Eier kaum sicher zu entscheiden, ob er abwesend oder nur verdeckt ist. — Eine zarte Cellulosemembran umgibt das Ei jedenfalls nach Anlegung des Schlauches; vorher konnte ich sie in den untersuchten Fällen nicht nachweisen.

Die direct sichtbaren Erscheinungen der Wechselwirkung zwischen Schlauch und Ei beschränken sich hiernach auf eine feste Berührung beider und auf die beschriebenen Verschiebungen im Protoplasma. Möglich wäre hiernach doch noch eine sehr enge, aber immerhin optisch nachweisbare offene Communication zwischen beiden. Um über solche ins Klare zu

kommen, wurden geeignete Exemplare mehrfach im Momente des festesten Aufsitzens des Schlauches getödtet, immer mit dem gleichen Erfolg: das aufsitzende Ende des Schlauches zeigte sich immer geschlossen. Zumal bei Einwirkung verdünnter Chlorzinkjodlösung nimmt, in Folge der Wasserentziehung, der Schlauch nach allen Richtungen an Grösse ab. Sein aufsitzendes Ende blieb hierbei nie mit dem Ei in Verbindung, sondern trennte sich von diesem und zog sich relativ weit zurück, umgeben von zarter, aber völlig geschlossener Membran.

Auf die beschriebenen Erscheinungen folgt nun rasch merkliche Verdickung der Membran und Beginn des Heranreifens der Eier zu Oosporen, von welchen Vorgängen im 12. Paragraphen die Rede sein wird.

Es erübrigt noch, die Schläuche und die mit ihrer Entwicklung verbundenen Veränderungen im Antheridium bis zu ihrem Ende zu verfolgen.

Wie schon angegeben wurde, wächst die Aussackung, welche ein Schlauch an seiner Vereinigungsstelle mit dem letzten, eventuell also auch dem einen ihm zugänglichen Ei treibt, ebenfalls aus zu einer schlauchförmigen Fortsetzung jenes, welche in Kürze sein Anhang, Appendix genannt sein möge. Dieser erreicht eine Länge, welche dem Durchmesser einer Oospore selten nachsteht, denselben vielmehr meistens und selbst beträchtlich übertrifft; nicht selten treibt er auch einen oder den andern ihm gleichen Zweig. Sein Längenwachsthum ist in den ersten Stunden nach seiner Anlegung am stärksten; später geht es langsam und unbedeutend von statten; nach höchstens 8—10 Stunden dürfte es wohl immer sein Ende erreicht haben. Der Weg, welchen er bei seiner Streckung einschlägt, geht anfangs wohl immer an der Oberfläche des letztberührten Eies her, auf welcher er sich gleitend vorwärts schiebt; nachher tritt er, wenn Platz vorhanden, oft in den freien Raum des Oogoniums, dort gerade fortwachsend bis er durch Anstossen an die Wand oder an andere Eier zu Krümmungen der verschiedensten Einzelformen genöthigt wird; Krümmungen, welche genaue Bestimmung seiner Länge, resp. Längenzunahme unmöglich machen. Dass er hierbei auch zwischen die Eier gerathen kann, bedarf kaum der besondern Erwähnung. Sehr selten kommt es vor, dass ein Appendix die Oogoniumwand durchbohrt und ins Freie wächst (V, 17). Die grosse Seltenheit dieses Vorkommens führte, beiläufig bemerkt, zur Auffindung des Verschlossenseins der vermeintlichen Löcher in der Oogoniumwand. Wäre diese mit Löchern regelmässig versehen, so müssten die Schläuche sehr oft aus diesen hervorwachsen. Der Anhang ist gleich dem ganzen übrigen Schlauch mit einer sehr zarten Cellulosemembran bekleidet, und zwar überall, auch über seinem stumpf abgerundeten Ende, und *bleibt an diesem durch die Membran zeitlebens verschlossen* (V, 17, 19; auch VI, 2). Es ist allerdings oft recht schwer, an stark gekrümmten und durch Eier mehr oder minder ver-

deckten Schläuchen selbst unmöglich, hierüber ins Klare zu kommen; allein in allen Fällen, wo eine sichere Beobachtung überhaupt möglich war, blieb nicht der mindeste Zweifel. Günstige Exemplare lassen die geschlossenen Schlauchenden bis zur vollen Reife der Oosporen tagelang wahrnehmen.

Wie schon angegeben wurde, ist der Schlauch zu Anfang immer dicht erfüllt von trübem, kaum oder höchst fein körnigem Protoplasma, und diese Beschaffenheit verbleibt ihm und dem Appendix auch nach starkem Längenwachsthum, mit der Modification, dass später in der Mitte öfters kleine Vacuolen, hie und da auch einzelne derbere Körnchen auftreten können. Das Protoplasma wandert in den Schlauch aus dem Antheridium; in dem Maasse als jener wächst, entleert sich dieses, so zwar, dass die in ihm wie erwähnt oft reichlich vorhandenen Körner nicht als solche in den Schlauch treten, sondern sich an der Eintrittsstelle bis zur Unkenntlichkeit zertheilen. Niemals findet jedoch eine völlige Entleerung des Antheridiums statt. Die Wand dieses bleibt vielmehr immer ausgekleidet von einer ununterbrochenen Protoplasmaschichte, die je nach dem Einzelfall verschieden mächtig, manchmal sehr zart sein kann. Der Mittelraum wird von wässeriger Flüssigkeit erfüllt. Ist der Schlauch sammt seinen Appendices dem Ende des Längenwachsthums nahe, so beginnt auch in ihm das Protoplasma um einen continuirlichen wässerig erfüllten Mittelraum wandständig zu werden. Nach vollendetem Wachsthum tritt auch in ihnen rasch — augenscheinlich in Folge irgend eines Zersetzungs- vielleicht Verbrennungsprocesses — ein Schwinden des Protoplasmas ein. Dieses kleidet alsbald nur als zarte, stellenweise Verdickungen zeigende Schichte die Wand aus; der ganze Schlauch kann hierdurch so durchsichtig werden, dass einige Uebung und Aufmerksamkeit dazu gehört, um ihn überhaupt wahrzunehmen oder von Anfang bis Ende zu verfolgen. Gegen die Reifezeit der Oosporen hin tritt dann wirkliches Schwinden der Schläuche ein, sie werden mehr und mehr unkenntlich, und auch die Antheridien beginnen augenscheinlich, und unter oft lebhafter Betheiligung der nie fehlenden Bacterien, der Zersetzung anheimzufallen, blasser, zartwandiger zu werden, in zunehmendem Contraste mit den noch lange unverändert bleibenden Wänden der Oogonien und ihrer Träger.

Die vorstehende Darstellung gibt die Resultate einer Anzahl an ganz günstigen lebenden (in Hängetropfen cultivirten) Exemplaren angestellter Beobachtungen, welche fast alle durch alle Stadien von der Ballung der Eier bis zur Reifung der Oosporen verfolgt wurden. Solche Exemplare sind nicht gerade häufig zu finden, denn es gehört dazu die Aufsuchung solcher, welche nicht nur vor Beginn der beschriebenen Vorgänge der Beobachtung günstige Lage, Grösse u. s. w. haben, sondern bei welchen auch nachher die Richtung, in welcher die Schläuche

wachsen, eine scharfe Beobachtung möglich macht. Da man nie vorher bestimmen kann, welches diese Richtung sein wird, da dieselbe thatsächlich sehr oft zu Verdeckung der Schläuche durch Eier führt, und eine Drehung der Objecte ohne Gefahr einer Entwicklungsstörung nicht vorgenommen werden kann, so bleiben viele unter den anscheinend besten Auspicien begonnene Beobachtungen, wenn sie auch vom Anfang bis zum Reifestadium durchgeführt waren, unvollständig, weil sich eben irgend ein Stück eines Schlauches der Beobachtung entzog. Alles jedoch, was bei solch minder vollständigen Beobachtungen, was ferner bei der Vergleichung der verschiedensten nebeneinander vorkommenden einzelnen Entwicklungszustände, ihrer Behandlung mit Reagentien gefunden wurde, stimmt mit vorstehender Darstellung aufs vollständigste überein.

Dasselbe gilt auch, mutatis mutandis, für alle die häufigen Fälle, welche von den bisher allein berücksichtigten einfachsten dadurch verschieden sind, dass nicht ein, sondern 2 bis mehr Antheridien an, und nicht ein, sondern zwei bis viele Befruchtungsschläuche in ein Oogonium treten. Hier sind gewöhnlich die Verdeckungen einzelner Theile durch andere so zahlreich, der Verlauf der sich krümmenden, zwischen die Eier drängenden und zwischen diesen durch wachsenden Schläuche gleichzeitig nach so verschiedenen Richtungen gehend, dass ein ganz klarer Ueberblick über alle Einzelheiten einfach unmöglich wird. Was die somit immer stückweise Beobachtung ergibt, stimmt aber mit dem oben Dargestellten wiederum so vollständig überein, dass ausgesagt werden muss, dass sich die zu mehreren in ein Oogonium getretenen Schläuche hinsichtlich ihres Ansatzes an die Eier und des Auswachsens der Appendices verhalten wie die oben geschilderten Aeste des Einen. Sie setzen sich an ein noch intactes Ei, welches sie erreichen, an und gleiten über nicht mehr intacte weg. Die endlosen Combinationen und Specialfälle, welche sich hiernach, nach Zahl der Eier, Antheridien und Schläuche ergeben, bedürfen wohl keiner Einzelbesprechung.

Bei Mehrzahl der an ein Oogonium herantretenden Antheridien kommt zuweilen, jedoch selten, eine Erscheinung vor, welche besonderer Erwähnung verdient. Während nämlich die einen Antheridien in der beschriebenen Weise ihre Schläuche ins Innere des Oogoniums schicken, ist dies für andere nicht der Fall; sei es, dass sie aus räumlichen Gründen die Oogoniumwand überhaupt nicht erreichen, sondern sich an ein anderes Antheridium anlegen, sei es aus anderer, nicht zu ermittelnder Ursache. Solche Antheridien können ganz ohne Schlauchbildung bleiben. Einzelne Male aber sah ich sie auf ihrer dem Oogonium abgekehrten Fläche einen Schlauch treiben, welcher frei ins umgebende Wasser wuchs, im übrigen den ins Oogonium dringenden sammt ihrem Appendix in Gestalt und Grösse ganz ähnlich wurde. Auch das

schliessliche Schwinden des Protoplasmas, das Blasswerden von Schlauch sammt Antheridium trat hier ebenso schnell ein wie in den normalen Fällen. Fig. 1, 2, Taf. VI nebst der zugehörigen Erklärung gibt über Detailverhältnisse nähere Auskunft. Auch hier wurde mit voller Sicherheit constatirt, dass das Ende der Schläuche durch die zarte Membran völlig geschlossen blieb, bis, nach etwa 48 Stunden, der ganze Schlauch durch Zersetzung unkenntlich wurde.

Oogonien ohne anliegende Antheridien und eindringende Befruchtungsschläuche habe ich bei den Tausenden der untersuchten Exemplare von *S. monoica* nie gefunden. Andere Formen der *Ferax*-Gruppe, von denen ich *S. Thureti* und *S. torulosa* untersuchte, haben aber bekanntlich Oogonien, welche ohne jede Berührung mit Antheridien ihre Oosporen reifen. Die Entwicklung dieser Organe durch alle Stadien an einem Individuum lückenlos zu verfolgen ist leicht. Das Resultat der hierauf gerichteten Untersuchungen kann in die wenigen Worte zusammengefasst werden, dass die Entwicklung hier in allen Einzelheiten bis zur Reife der Oosporen genau so vor sich geht, wie oben beschrieben wurde, mit alleiniger Ausnahme der von den Antheridien herrührenden Complicationen. Die Figuren 1—7, Taf. V und 3—12, Taf. VI werden dies zur Genüge darthun. Sie konnten schon zur Erläuterung der obigen Darstellung benutzt werden, und sind für diese lediglich wegen der grössern Leichtigkeit ihrer Ausführung gewählt worden.

Selten wurde bei *S. torulosa* beobachtet, dass ein Antheridium sich an ein Oogon anlegte ohne einen Befruchtungsschlauch zu bilden, oder dass ein Schlauch in ein mehreiiges Oogon eintrat ohne mehr als höchstens ein Ei zu erreichen. Die Eier selbst reiften in allen diesen Fällen normal. Fig. 13 und 14, Taf. V nebst ihrer Erklärung werden zur Schilderung dieser Erscheinungen hinreichen; die Bedeutung derselben wird weiter unten erörtert werden.

8. Saprolegnia asterophora.

(VI, 18—29.)

Saprolegnia asterophora stimmt mit den Formen der *Ferax*-Gruppe in den meisten Punkten so sehr überein, dass die Angaben über sie, mit Beziehung auf die für letztere gegebene ausführliche Darstellung kurz gefasst und hauptsächlich auf die Hervorhebung der wenigen Besonderheiten eingeschränkt werden können.

Nachdem die Pflanze zuerst Zoosporangien gebildet hat, welche oft relativ klein, jedoch nicht scharf von denen der *S. monoica* zu unterscheiden sind, treten an ihren Schläuchen dünne, cylindrische, meist gekrümmte Zweige auf, welche Oogonien bilden. Häufiger noch als bei *S. monoica* wachsen solche Zweige, als Ausstülpungen der unteren Querwand, in leere Zoosporangien hinein, um entweder durch die offene Mündung dieser wieder heraus zu wachsen und dann

Oogonien zu bilden, [1]) oder letztere (sammt Antheridien) in dem leeren Sporangienraume selbst zu erzeugen. In letzterem Falle sind die genannten Organe oft in den engen Raum eingezwängt und dementsprechend missgestaltet, dabei aber in allen wesentlichen Eigenschaften gleich den frei entwickelten, von denen nunmehr allein die Rede sein wird.

Die Oogonien entstehen in der Regel terminal als Anschwellungen der Zweigenden. Der Modus ihrer Bildung und schliesslichen Abgrenzung durch eine Querwand ist derselbe, wie bei *S. ferax*, nur mit dem Unterschied, dass ihre Oberfläche nicht glatt gerundet ist, sondern, vom Beginn des Anschwellens an, stumpf conische Aussackungen treibt; erst wenige, in unregelmässigen Abständen von einander und regelloser Anordnung, mit zunehmender Schwellung successive neue zwischen den ersten, so dass schliesslich die ganze Oberfläche aus solch conischen Aussackungen besteht, welche radial divergiren und mit ihren Basen in gerundeten Buchten aneinanderstossen (Fig. 18—21). Wie ein Blick auf die Abbildungen anschaulich machen wird, sind specielle Gestalt, relative Grösse und Zahl der Aussackungen individuell höchst verschieden. Nöthigenfalls kann man nach diesen Verhältnissen zwei Hauptformen der Oogonien unterscheiden: kleinstrahlige, mit Fortsätzen, welche kaum höher als breit sind und Buchten von geringerer Breite, als ihre eigene ist, zwischen sich lassen (z. B. Fig. 29); und grossstrahlige mit relativ längeren, durch breitere Buchten getrennten, also minder dicht gestellten Aussackungen (z. B. Fig. 27). Beide Formen, sowie intermediäre aller Grade kommen übrigens bunt nebeneinander vor. — Manchmal tritt die das Oogonium abgrenzende Querwand weiter oben auf, als die unteren Aussackungen des anschwellenden Endes, der Träger des Oogoniums ist alsdann mit entsprechenden Fortsätzen versehen; gewöhnlich ist er zunächst unter dem Oogonium glatt.

Wenn das Oogonium seine Grösse nahezu, aber nicht vollständig erreicht hat, beginnt an seinem Tragfaden die Bildung von Nebenästen, welche durchschnittlich die gleiche Dicke wie dieser erhalten (Fig. 20). Die obersten derselben stehen meistens, doch nicht immer, von der Insertionsstelle des Oogoniums um die ein- oder zweifache Länge seines Durchmessers entfernt. Ihre Zahl an einem Tragfaden wechselt von 1 bis 6 und wohl noch höherer Ziffer, ihre Anordnung im Falle der Mehrzahl folgt keiner allgemeinen Regel, ihre Länge wechselt aufs mannichfaltigste, die grösseren können wiederum gleichartige Zweige treiben. Allgemeine Regel ist bei einigermaassen grösserer Länge wellige oder schraubige Krümmung, welch letztere durch einseitigen Druck gefördert zu werden scheint: fremde Körper, Algenfäden, andere

[1]) Vgl. Fig. 25, 26 meines cit. Aufsatzes von 1858.

gleichnamige Zweige werden von den Aesten nicht selten schraubig umschlungen. Ein oder zwei Nebenäste endlich werden, in den zunächst zu betrachtenden regulären Fällen, gewöhnlich zu Trägern der Antheridien (Fig. 21, 24). Sie wachsen unter den beschriebenen Krümmungen an das terminale Oogonium und ihr etwas anschwellendes, schief keulenförmiges Ende grenzt sich als Antheridium ab, wie bei *S. monoica.* Eine bestimmte Stellung der Antheridienträger zu den nicht antheridientragenden Nebenästen des gleichen, in ein Oogonium endigenden Fadens ist nicht zu unterscheiden.

Der beschriebene Ursprung der Antheridienträger findet als der häufigste statt; er ist jedoch hier ebensowenig, wie bei *S. monoica*, allgemeine Regel; vielmehr können Oogonium und zugehöriges Antheridium je auf den Enden kurzer, nahe bei einander von demselben Hauptfaden entspringender Seitenäste stehen, oder die an einem Oogonium befindlichen Antheridien sogar solche Nebenäste endigen, welche weit von dem das Oogonium tragenden entspringen, selbst von Fäden, die mit letzteren nicht einmal auf denselben Hauptstamm zurückgeführt werden können.

Die Anlegung der Antheridien an das Oogonium erfolgt ohngefähr zur Zeit der Abgrenzung dieses durch die Querwand; ob constant nach Auftreten der letzteren, war nicht sicher zu entscheiden. Der Ort ihrer Anlegung ist insoweit bestimmt, als er gewöhnlich in der unteren, d. h. der Querwand zugekehrten Hälfte des Oogoniums liegt, und das Antheridium immer in eine der Buchten zwischen den Aussackungen eingeschoben ist. Und zwar ist jenes hier dem Grunde der Bucht mit seiner Endfläche, nicht mit einer Seitenfläche, aufgepresst und angewachsen. Die Bucht, welche das Antheridium aufnimmt, wird, in Folge der Einschiebung dieses, entsprechend breiter als die übrigen.

Wie bei *S. monoica*, folgt auf die Vereinigung und Abgrenzung von Oogonium und Antheridium zunächst Verdickung der Wände beider. Diese werden in dem Oogonium ringsum ohngefähr gleich stark, nur dass öfters die Enden der Aussackungen und die Querwand etwas bevorzugt sind. Tüpfel sind nicht vorhanden; auch an der Ansatzfläche des Antheridiums konnte ich die Wand nicht dünner finden, als im übrigen, will jedoch hierüber nicht aburtheilen, weil eine scharfe Entscheidung wegen der complicirten Reliefverhältnisse kaum möglich ist. — Protoplasma und Inhalt haben in beiden Organen die gleiche Beschaffenheit wie bei *S. monoica;* insbesondere gilt dieses von den Oogonien durch alle Entwicklungsstadien bis zur Glättung der Eier. Die der letzteren Erscheinung vorhergehende Abstossung und Wiedereinschluckung von Protoplasmastücken tritt bei *S. asterophora* weniger auffallend hervor, als bei den *Ferax*-Formen, findet jedoch ebenfalls statt.

Es ist wohl nicht ganz überflüssig, hervorzuheben, dass während der Periode der Sonderung der hier auch die Aussackungen füllenden wandständigen Protoplasmaschicht von dem wassererfüllten Mittelraum in jenem die gleichen wechselnden Vacuolen auftreten, wie bei den *Ferax*-Formen. Sie erscheinen in der entsprechenden Flächenansicht als helle Flecke. Ganz ähnliches Ansehen haben bei bestimmter Einstellung diejenigen Aussackungen des Oogoniums, welche nach dem Beobachter zu gerichtet sind, von diesem daher im Querprofil gesehen werden. Es sind also hier zweierlei, wesentlich verschiedene, übrigens auch leicht zu unterscheidende »helle Flecke« bei Betrachtung einer Flächenansicht vorhanden.

Wie ich schon früher beschrieben habe, bildet *S. asterophora* in einem Oogonium gewöhnlich nur ein Ei, seltener zwei, selten drei; vier und selbst fünf sah ich nur einige Male. Für den erstgenannten gewöhnlichen Fall ist anzugeben, dass der Ort der Ballung niemals die Ansatzstelle eines Antheridiums, im übrigen ebensowenig fest bestimmt ist, als bei *S. monoica*.

Die Vorgänge im Innern des Oogoniums sind bei der vorliegenden Species in Folge des Vorhandenseins der Ausstülpungen nicht ganz leicht zu beobachten; doch gelingt es, bei wenig dichtstrahligen, günstig gelegenen Exemplaren mit einem Antheridium und einem Ei, wesentlich das Gleiche wie bei *S. monoica* zu constatiren. Nach Glättung des Eies wächst von der Ansatzfläche des Antheridiums aus ein Schlauch gerade auf jenes zu, presst sich mit der Spitze ihm fest an und sackt sich dann zu dem über die Eioberfläche gleitenden Schlauchanhang aus, welcher binnen 1—2 Stunden sechs- und mehrmal länger als breit werden kann (Fig. 24—28). Er wird in dem Maasse, als er wächst, blasser, durchsichtig, so dass, wegen der Verdeckung durch die Aussackungen, sein Verhalten in späteren Stadien nicht ganz scharf zu erkennen ist; soweit letzteres möglich war, konnte keine Verschiedenheit von *S. monoica*, insbesondere niemals eine Oeffnung des Schlauches, gefunden werden. Unmittelbar nach Ansatz des Schlauches ist das Ei von einer — durch Chlorzinkjod abtrennbaren und blassviolett werdenden — Cellulosemembran umgeben. Der Schlauch selbst verkürzt sich unter Einwirkung dieses Reagens und trennt sich, völlig geschlossen, von dem Ei ab, wie bei *S. monoica* (Fig. 28).

Abweichungen von dem beschriebenen, durch Anlegung von schlauchtreibenden Antheridien an das Oogonium charakterisirten regulären Verhalten kommen bei *S. asterophora* vor.

Erstlich muss ich erwähnen, dass ich mehrfach Exemplare fand, bei welchen Antheridien zwar vorhanden, ein Schauch aber bei dauernder Beobachtung und schliesslicher Anwendung von Reagentien nicht zu finden war. Bei den erwähnten Beobachtungsschwierigkeiten ist es allerdings nie ganz unbedenklich, die Anwesenheit des blassen, zarten Schlauches bestimmt in

Abrede zu stellen. Doch beziehe ich mich auf Beobachtungen, bei welchen auch in dem Protoplasma des Antheridiums nach 24 Stunden keine erhebliche Veränderung, insbesondere keine Verminderung nachzuweisen war. Die Reifung der Oosporen geht bei solchen Exemplaren wie bei schlauchtreibenden normal vor sich. Vielleicht stellt Fig. 27 meiner früheren Arbeit einen hierher gehörigen Fall dar; jedenfalls kann dieselbe zur Veranschaulichung des Gesagten dienen.

Eine andere Abweichung von der Regel kommt, neben dieser und an denselben Stöcken, gar nicht selten vor, nämlich völliges Ausbleiben der Antheridien bei normaler Oosporenentwicklung. Auch für diesen Fall gilt hier alles bei den Formen der *Ferax*-Gruppe Gesagte, mit dem Hinzufügen, dass Nebenäste ganz fehlen oder in der verschiedensten Zahl und Form, nur ohne Antheridien zu bilden, an dem Tragfaden des betreffenden Oogoniums entspringen können. Die Figur 29 veranschaulicht einen hierher gehörigen Fall.

9. Achlya prolifera und A. polyandra.

(II, 1—2, IV, 1—12.)

Von den grösseren *Achlya*-Arten kamen zwei zur Untersuchung. Mit der Bestimmung derselben bin ich in einiger Verlegenheit, weil keine von beiden auf vorhandene Beschreibungen vollständig passt. Doch glaube ich nicht zu irren, wenn ich in der einen Hildebrand's und Pringsheim's *A. polyandra* wiedererkenne, ich führe sie daher unter diesem Namen an. Die andere nenne ich *A. prolifera*, weil sie, soweit meine Erfahrung reicht, die häufigste der unter diesem Namen möglicherweise confundirten einander ähnlichen Formen, aller Wahrscheinlichkeit nach daher diejenige ist, welcher der Name von Rechts wegen zukommt. Beide Arten stimmen in Wuchs, Verzweigung, Sporangien- und Sporenbildung vollständig mit einander überein; ich kann daher bezüglich aller dieser Dinge auf frühere Beschreibungen[1]) verweisen, wobei hervorzuheben ist, dass Hildebrand's Angabe, dass die unter einem entleerten Sporangium vorsprossenden Seitenzweige keine neuen Sporangien bilden, für die von mir untersuchte Form nicht, d. h. nicht mehr und nicht weniger zutrifft als für die alte *A. prolifera*. Auch die Anordnung der Oogonien folgt bei beiden Arten den gleichen Regeln (II, 1, IV, 1, 5). Die meisten derselben stehen einzeln auf dünnen, kurzen, abstehenden Seitenästchen, welche in grosser Zahl und in racemöser Anordnung, von den starken, über das Substrat vortretenden Schläuchen des Pilzes entspringen, in nicht streng regelmässiger, zumal bei *A. prolifera* nicht selten basipetaler Entwicklungsfolge. Von den also mit kurzgestielten Oogonien seitlich besetzten Schläuchen bilden die meisten in der bekannten Weise auf ihrem Scheitel Zoosporangien, und zwar geht

[1]) Vgl. Bot. Ztg. 1852 l. c.

die Ausbildung dieser in der Regel dem Auftreten der Oogonien vorher, sie sind daher entleert, wenn letztere in Entwicklung stehen. Andere solche Schläuche endigen selbst in ein Oogonium (IV, 3); noch andere bleiben an ihrem Scheitel steril oder wachsen mit demselben in einen der zu beschreibenden vielverzweigten Nebenäste aus. Innerhalb dieser Regeln kommen unzählige Specialformen vor, je nach der Stärke, der Verästelung der Zweige verschiedener Ordnungen, der Länge der Oogonienstiele u. s. w. Auch intercalare Oogonien sind im Allgemeinen nicht selten, an einzelnen Exemplaren sehr zahlreich. Gut ernährte Exemplare aber lassen die Regel immer hervortreten und erhalten durch die zahlreichen den Hauptschläuchen seitlich aufsitzenden Oogonien ein schon für das blosse Auge ganz charakteristisches Ansehen. Auch dieses stimmt nicht mit Hildebrand's *A. polyandra*; andererseits aber kommen bei meiner Form auf schwachen Hauptschläuchen terminale Oogonien vor, welche, sammt ihrer Antheridienbegleitung mit dem von Hildebrand für seine Form als typisch dargestellten und (l. c. Fig. 8) abgebildeten Specialfall vollkommen portraitähnlich sind.

Den Oogonien legen sich die Enden dünner Nebenäste an, welche, sammt ihren reichen unregelmässigen Verzweigungen in mannichfaltigster Weise wellig kraus gekrümmt verlaufen. Dieselben entspringen von den starken Hauptschläuchen, meist seitlich, öfters aber auch terminal, insofern das Ende eines Hauptschlauches plötzlich sich verjüngend, in der oben schon angedeuteten Weise als reich verzweigter Nebenast weiter wächst. Bei *A. polyandra* entspringen die Nebenäste grösstentheils von denselben Hauptschläuchen, welche auch Oogonien tragen — jedoch nicht direct von den diesen als Stiele dienenden Seitenzweigen (IV, 5). Sie gehen dann theils zu Oogonien, welche von Aesten des gleichen Hauptschlauches getragen werden, theils zu solchen, welche einem andern Hauptschlauche entstammen. Das erstere, monöcisch oder androgynisch zu nennende Verhältniss ist anscheinend das überwiegend häufige, das andere kommt jedoch auch öfters vor. In den einzelnen zur Beobachtung kommenden Fällen ist es nicht immer möglich, die Herkunft eines an einem Oogonium befindlichen Nebenastes mit Sicherheit zu ermitteln, weil die Nebenäste, wegen ihres vielfach verschlungenen Verlaufes sich oft decken oder bei der Präparation durchreissen. Uebrigens gelingt eine sichere Constatirung von Ursprung und Verlauf doch bei weitem in der Mehrzahl der Fälle, so dass über den Sachverhalt im allgemeinen kein Zweifel bestehen kann.

Achlya prolifera verhält sich anders wie *A. polyandra*. Weitaus vorherrschend ist bei ihr wenigstens anscheinende Diöcie, d. h. von den Hauptschläuchen geben die einen nur Oogonien, die anderen nur Nebenästen den Ursprung (vgl. I, 1, 2). Letztere gehen von ihrem Träger nach allen Seiten ab, mit ihren Zweigen zwischen den benachbarten Schläuchen des

Rasens sich verbreitend, diese oft, jedoch nicht immer, längere Strecken weit eng schraubig umschlingend, endlich die Oogonien erreichend. Ein Nebenastträger kann auf diese Weise die Oogonien einer ganzen Anzahl benachbarter Hauptschläuche versorgen. Die Oogonien eines Hauptschlauches erhalten gewöhnlich Nebenäste von einer Mehrzahl von Nebenastträgern, ja selbst ein einzelnes Oogonium kann von Nebenästen umwachsen werden, welche verschiedenen Trägern enstammen. In einem kräftigen Rasen werden auf diese Art sämmtliche Hauptschläuche durch die Nebenäste mit einander verbunden.

Ob die beschriebenen Nebenast- und Oogonienträger jedesmal besonderen, je aus einer Spore stammenden, an allen ihren Hauptästen nur gleichnamige Organe producirenden Stöcken angehören; oder ob von den Hauptzweigen eines solchen Stockes die einen Oogonien, andere Nebenäste erzeugen können; ob daher die oben, und auch von Leitgeb für seinen sich ähnlich verhaltenden *Distyuchus* gewählte Bezeichnung Diöcie für das hier herrschende Verhältniss streng oder nur in Beziehung auf das Verhalten der Hauptschläuche zutrifft, konnte ich nicht mit Sicherheit entscheiden. Gewiss ist andererseits, dass auch bei *A. prolifera* ausnahmsweise Schläuche vorkommen, an welchen beiderlei Organe dicht neben einander entspringen. Die Nebenäste gehen dann mit ihren Verzweigungen theils zu den Schwesteroogonien, theils zu anderen, und jene können nicht minder andere als schwesterliche Nebenäste erhalten. —

Die Entwicklung der Oogonien bis zur Glättung der Eier, die der Antheridien, der Bau der letzteren im fertigen Zustande, auch der Entwicklungszeitpunkt, in welchem die Nebenäste an die Oogonien treten sind in allen wesentlichen Punkten die gleichen wie bei *S. monoica.* Die Verschiedenheiten von dieser sind untergeordneter Art. Die hauptsächlichste derselben besteht darin, dass bei beiden *Achlya*-Species das Protoplasma des Oogoniums vor und während der Ballung der Eier eine weit grobkörnigere Vertheilung des Fettes erhält als bei *Saprolegnia*, indem die Körner zu grössern, unter einander ziemlich gleichgrossen, glänzenden Kügelchen zusammenfliessen. Während und nach der Ballung sind die Eier von diesen dicht erfüllt, daher viel undurchsichtiger als bei *Saprolegnia*, ein Kernfleck nicht deutlich sichtbar. Die Grösse der Eier ist im Verhältniss zu jener des Oogoniums durchschnittlich geringer als bei der *Saprolegnia*, die Zwischenräume zwischen ihnen daher schon in den vorgeschrittenen Stadien der Ballung erheblich grösser wie bei dieser. Die Ausstossung und Wiedereinschluckung feinkörniger Protoplasmaportionen nach der Trennung ist weit weniger auffallend wie bei *Saprolegnia*; doch geschieht sie bei *A. polyandra* wie bei dieser, nur mit dem Unterschiede, dass die ausgestossenen Stückchen meist sehr klein sind; bei *A. prolifera* sah ich sie, wohl wegen der zu beschreibenden Umhüllung der Oogonien, nicht deutlich. Die Zahl der Eier resp. Oosporen

in einem Oogonium beträgt meist zwei oder mehr; eine einzige sah ich nur als seltenen Ausnahmefall bei *A. polyandra.* Zuweilen kommt, zumal bei dieser Species, die Anomalie vor, dass zwei oder mehrere bei der Ballung gesonderte Eier nach der Trennung wieder zu einem unförmlich gelappten Körper zusammenfliessen, der in dieser Form normale Oosporenreife erreichen kann.

Die Gestalt der terminalen Oogonien ist bei beiden Arten ziemlich genau kugelig, oder kugelig mit scharf abgesetztem, kurzem cylindrischem Stielstück; seltener birnförmig; die der intercalaren mehr oder minder breit-tonnenförmig. *A. polyandra* zeigt dabei zuweilen einzelne kurz conisch-warzenförmige oder grössere stumpf cylindrische Aussackungen der Wand. In dem Bau letzterer liegt der Hauptunterschied zwischen beiden Arten. Bei *A. polyandra* ist sie derb und ringsum überall gleich dick, mit Ausnahme der wenigen von Anfang an dünner bleibenden runden Flecke, an welchen sie später durch die Befruchtungsschläuche durchbrochen wird, der oft auch dünnwandigern Spitzen der vereinzelten, zu allermeist ganz fehlenden warzenförmigen Aussackungen, endlich, in manchen, keineswegs den meisten Fällen der das Oogonium abschliessenden Querwand, welche zapfenartig in den Innenraum vorspringen und alsdann gewaltig verdickt sein kann. — Bei *A. prolifera* kommt solche zapfenförmige verdickte Querwand gelegentlich auch vor (IV, 2). Die übrige Fläche der Wand aber ist bei dieser Species versehen mit meist sehr zahlreichen runden oder länglichen Tüpfeln. Diese geben, in den seltenen Fällen, wo grössere Flächenstücke der Membran frei sind, ganz dasselbe Profil- und Flächenbild wie die der Oogonien von *Ferax*-Formen (IV, 2). Bei den meisten Exemplaren sind sie wegen der zu beschreibenden Bedeckung weniger auffallend, oft auch wirklich viel seichter, treten aber nach Einwirkung von Chlorzinkjod sehr deutlich hervor, als hellblaue Flecke, und oft so zahlreich, dass die dunkelviolett werdenden stärker verdickten Theile nur schmale Netzstreifen zwischen ihnen bilden.

Oogonien, an welche sich gar keine antheridienbildende Nebenäste anlegten, habe ich, bei sehr reichlichem Untersuchungsmaterial, weder an *A. prolifera* noch *polyandra* auffinden können. Selbst bei dem anscheinend antheridienfreien, in Fig. 2, IV gezeichneten Exemplar von *A. prolifera* lag ein Antheridium der dem Beobachter abgekehrten, hintern Seite an und hatte einen (nicht seinem ganzen Verlauf nach zu verfolgenden) Befruchtungsschlauch ins Innere getrieben. Die bisher als mit antheridien- und nebenastfreien Oogonien beschriebene *A. prolifera* [1]) ist daher entweder eine andere Form als die hier so benannte; oder sie ist

---

[1]) Vgl. Lindstedt, l. c.

das Product unvollständiger Untersuchung eines Gemenges von gesellig wachsender *Achlya* und antheridienfreier *S. Thureti*. Letzteren Argwohn möchte ich, nach meinen jetzigen Erfahrungen, ganz besonders aussprechen gegenüber meinen Angaben vom Jahr 1852 und den daran anknüpfenden anderer Autoren. Seine nähere Begründung wird sich aus einem spätern Abschnitt (15) ergeben.

In dem Verhalten der an ein Oogonium gehenden Nebenäste und Antheridien treten, unbeschadet der schon hervorgehobenen allgemeinen Uebereinstimmung mit *S. monoica*, der Regel nach wiederum Differenzen zwischen beiden in Rede stehenden *Achlya*-Arten auf. *A. polyandra* sei als die übersichtlichere zuerst beschrieben (vgl. IV, 5—9, 11). Ein oder meist mehrere (2—4) Nebenastzweige legen sich, bogig gekrümmt, um das Oogonium, ihr Ende wird wie bei *S. monoica* zu einer, oder auch zu zwei hinter einander stehenden Antheridien. Diese liegen dem Oogonium entweder mit ihrer ganzen concaven Seite fest an, oder nur vermittelst kleiner, füsschenartiger Fortsätze, welche sie zur Oogoniumwand treiben, und zwischen welchen eine Berührung mit letzterer nicht stattfindet.

Sobald die Glättung der Eier fertig ist, wächst, wie bei *S. monoica*, von einem oder von mehr als einem Antheridium aus, je ein oder zwei Befruchtungsschläuche, die Wand durchbrechend, in das Oogonium hinein und, unverzweigt oder mit den Zweigen, in die sie sich gabeln, auf die nächsten Eier los. Der Schlauch wächst langsamer als bei *S. monoica*, er ist augenscheinlich derber als bei dieser, lässt gewöhnlich wandständiges, homogenes oder körniges Plasma und einen wasserhellen Mittelraum deutlich unterscheiden; diese Eigenschaften und der relativ grössere wassererfüllte helle Raum, welchen er im Oogonium zu passiren hat, lassen ihn hier viel leichter als bei *Saprolegnia* verfolgen, so lange er nicht zwischen die undurchsichtigen Eier tritt. Ist letzteres der Fall, so hört die sichere Beobachtung allerdings auf. Zahlreiche Exemplare aber, bei welchen bei geringer Zahl der Eier und Antheridien nebst günstiger Profillage eine Verdeckung der Schläuche nicht eintritt, lassen den Sachverhalt klar erkennen. Der Schlauch wächst langsam, bis er ein Ei berührt. Er gleitet, nachdem er das erste getroffen, weiter wachsend, langsam über dessen Oberfläche, um ein zweites zu treffen, wie bei *S. monoica*, bleibt aber, nach Berührung mit 1—2 Eiern im Wachsthum gewöhnlich bald ein für allemal stehen, ohne sich weit über die getroffenen Eier hinaus zu verlängern. Doch ist das nicht ausnahmslose Regel; ich sah auch Schläuche zwischen den Eiern durch oder aussen um dieselben herum quer durch das ganze Oogonium wachsen. Eine Oeffnung des Schlauches findet hier so wenig statt wie bei *Saprolegnia*; 15—20 Stunden nach seiner ersten Bildung beginnt er, sammt dem übrigen Antheridium blasser zu werden, um dann während der nächsten

1—2 Tage der Beobachtung mehr und mehr zu entschwinden. Die Berührung der Schläuche mit den Eiern scheint hier, soweit sich dergleichen bestimmen lässt, weniger innig zu sein als bei *Saprolegnia.* Auch von dem Auftreten eines hellen Flecks im Ei an der Berührungsstelle sah ich nie etwas. Bald nach dem Auftreten der Schläuche haben die Eier, statt der zuerst allein vorhandenen Hautschicht, eine feste, durch Chlorzinkjod trennbare Cellulosemembran. Das Auftreten dieser hängt aber hier sicher nicht nothwendig ab von der Einwirkung der Schläuche, denn sie erschien aufs schönste an allen 4 Eiern eines vom Beginn der Eiballung an in Hängetropfencultur genau controlirten Exemplars, von dessen drei Antheridien — wohl in Folge irgend einer durch die Cultur verursachten Störung — während der 48stündigen Beobachtung keine einen Schlauch bildete.

Mit diesen an günstig beschaffenen Exemplaren gewonnenen Resultaten steht keine der wegen Verdeckung der Schläuche unvollständig gebliebenen Beobachtungen im Widerspruch. Von solchen sei noch die an grossen, vieleiigen und mehrere Antheridien erhaltenden Oogonien oft auffallende erwähnt, dass durch zahlreiche verzweigte vorzugsweise von einer Seite her kommende Schläuche sämmtliche Eier nach der entgegengesetzten Seite des Oogoniumraumes gedrängt werden.

Bei *Achlya prolifera* (I, 1, 2, II, 2) zeigen manche Oogonien bezüglich der Umwachsung mit Nebenästen und Antheridien kein von *A. polyandra* verschiedenes Verhalten. Die meisten aber, und darin beruht wenigstens der Regel nach ein Unterschied, werden von Nebenästen und deren Zweigen nach allen Richtungen hin dicht umklammert, bei üppigen Exemplaren oft lückenlos umhüllt. Eine Anzahl terminaler oder auch intercalarer Glieder dieser umhüllenden Zweige sind dann Antheridien, und diese verhalten sich sammt ihren Befruchtungsschläuchen wie bei *A. polyandra* und *Saprolegnia.* Die bezeichnete Umhüllung ist es, welche hier eine genaue Beobachtung der Vorgänge im Innern des Oogoniums in hohem Grade, oft bis zur Unmöglichkeit erschwert. Immerhin gelang es, direct und sicher zu constatiren, dass diese Vorgänge hier die gleichen sind wie bei *A. polyandra*, also keiner nochmaligen Beschreibung bedürfen.

10. Achlya spinosa.

(IV, 13—18.)

Achlya spinosa sei eine Pflanze genannt, welche Archer's *A. cornuta* [1]) jedenfalls ähnlich, aber, wenn des Autors Beschreibung richtig, von ihr verschieden ist, den neuen Namen daher führen mag.

---

[1]) Quart. Journ. of Micr. Science 1867, Vol. VII, p. 121.

Die Pflanze ist merkwürdig genug, um die Einschaltung einer kurzen Gesammtbeschreibung hier zu rechtfertigen. Sie fand sich zuerst, mit *Saprolegnia monoica* und *A. polyandra*, auf einer todten Fliege zwischen Algen und *Sphagnum* aus der Gegend des Titisees im Schwarzwald und wurde dann in Reinculturen, auf todten Insecten und todten Pflanzentheilen (Kartoffelstengeln, *Nymphaea*-Blattstielen, Kressenblättern) reichlich vermehrt. Ihre Thallusschläuche dringen ins Innere des Substrats und treiben dann über die Oberfläche dieses zahlreiche, dichte Rasen bildende, ihrerseits in wiederholten Ordnungen verzweigte Aeste. Die Anordnung dieser ist im Allgemeinen racemös, im Einzelnen vollkommen regellos. Die meisten stehen in weitem Winkel, meist etwas bogig von ihrer Abstammungsachse ab. Alle sind, so lange sie steril bleiben, an ihrem Ende sehr allmählich in eine lange scharfe Spitze verjüngt. Die Aeste erster Ordnungen können auf geeignetem Substrat, z. B. grösseren Insecten, die Dicke starker Schläuche von *A. prolifera* und *polyandra* erreichen. Die Aeste höherer und auf minder nährstoffreichem Substrat aller Ordnungen sind durchschnittlich viel dünner, als bei den genannten Arten. In dieser Form bildet die Pflanze auf dem Substrate dichte, durch die Verschränkung der allseits divergirenden Aeste feinwollige, schneeweisse Rasen, welche bei gut ernährten Exemplaren 2—3 cm hoch werden. Dieselben sind, in einer für eine Saprolegniee ungewöhnlichen Weise, arm an Fortpflanzungsorganen jeder Art. Man kann sie Tage lang cultiviren, ohne ein Sporangium oder ein Oogonium zu finden. Kommt aber ein todter Thier- oder Pflanzenkörper mit den sterilen Fäden in Berührung, so wird er von diesen sofort umstrickt, dieselben dringen in ihn ein, um alsbald neue Rasen auf seiner Oberfläche zu bilden.

Fortpflanzungsorgane sind nun, wenn auch relativ spärlich, doch schliesslich immer zu finden. Zoosporangien entstehen theils an Zweigenden, theils, bei älteren Exemplaren, aus dem Schlauchstücke dicht unter einem terminalen Oogonium, nachdem in diesem die Eibildung vollendet ist. Dieselben haben in Bau, Gestalt, Köpfchenbildung alle für die anderen Achlyen bekannten Eigenschaften. Auch das Ausschwärmen und Keimen der Zoosporen zeigt keine Besonderheiten. Entsprechend der geringen Dicke der Thallusschläuche sind die Sporangien relativ klein, besonders schmal, die Sporenköpfchen armzählig; die stärkeren den kleineren bis mittelstarken von *A. prolifera* etwa gleich, schwache Sporangien aber schmal-cylindrisch, oft kaum mehr als ein Dutzend in einfacher Reihe, wie bei *Aphanomyces*, hinter einander liegender Sporen, und dann natürlich auch ein entsprechend kleines Köpfchen producirend.

Die für *A. prolifera* bekannte seitliche Sprossbildung unter dem entleerten Sporangium kommt auch bei *A. spinosa* öfters vor.

Manchmal findet man eine Mehrzahl von Zweigen gleichzeitig bei einander, deren jeder ein Sporangium trägt; oft muss man lange suchen, bis man ein vereinzeltes antrifft. Es scheint, dass die Sporangienbildung bei dieser Species zurücktritt gegenüber der oben erwähnten Propagationsfähigkeit der sterilen Thalluszweige.

Reichlicher als die Sporangien treten die Oogonien auf. Dieselben sind denen der *Sapr. asterophora* ähnlich, und es mag zum voraus gesagt sein, dass ihre Entwicklung, Membranverdickung, die Ballung der Eier sich gerade so wie bei dieser verhalten.

Die Oogonien (IV, 13—15) stehen an mässig starken Zweigen des Thallus theils terminal, theils intercalar, in beiden Fällen entweder einzeln oder zu zwei bis drei reihenweise hinter einander. Ihre Gestalt und Grösse ist nach den Individuen höchst mannichfaltig. Der Gesammtumriss nähert sich bei den terminalen oft der Form einer Kugel oder kurzen dicken Tonne — allerdings wiederum nicht selten mit lang spiessförmig vorgestrecktem Ende; die intercalaren haben im Allgemeinen schmale Tonnengestalt mit mehr oder minder langgestreckt-cylindrischen Endstücken. Die Wand ist mit Aussackungen der mannichfaltigsten Form und Anordnung versehen. Dieselben haben die Gestalt spitzer oder stumpfer conischer Dornen, sind einfach oder lappig verzweigt, meist viel kürzer, als der grösste Querdurchmesser des übrigen Oogoniumraumes, nicht selten aber auch diesem gleich lang. An manchen Oogonien sind sie sämmtlich von ähnlicher Gestalt und Länge, an anderen sehr ungleich. Sie bedecken entweder die ganze Wand oder nur einen Theil derselben; insonderheit bei den gestreckt tonnenförmigen Exemplaren oft nur das bauchig geschwollene Mittelstück, während die cylindrisch ausgezogenen Endstücke ganz glatt sind. Die Abbildungen auf Tafel IV können von der herrschenden Mannichfaltigkeit eine Vorstellung geben, sie stellen aber nur einige und nicht einmal besonders auffallende Specialfälle aus Hunderten dar.

In den meisten Oogonien werden ein oder zwei Eier gebildet, selten drei; mehr als drei sah ich nicht. Auffallend gegen andere Species ist bei *A. spinosa* die Ungleichheit der Grösse der Eier und Oosporen.

Jedes Oogonium erhält in der Regel ein Antheridium, von dessen Entwicklungszeit und Entwicklungsgang wiederum das Gleiche wie für *S. asterophora* gilt. Nur seine Form und sein Ursprungsort sind andere. Es ist nämlich das Ende eines Seitenastes, welcher nahe bei, oft ganz dicht neben der das Oogon begrenzenden basiskopen Querwand von dem Tragfaden entspringt. Derselbe wächst, der Oogoniumwand sich anlegend, eine Strecke weit in die Länge und sein oberer, stumpf und etwas schief-cylindrischer Theil grenzt sich dann als Antheridium von dem unteren, dem oft minimal kurzen Antheridienstiele ab. Wo mehrere Oogonien hinter

einander liegen, entspringt der Antheridienstiel des oberen von der Wand des nächstunteren, wie Archer für seine *Saprolegnia androgyna* darstellt, und auch bei anderen Arten unter ähnlichen Verhältnissen gelegentlich vorkommt (vgl. auch Fig. 11, Taf. V). Die Oogonien entstehen hier successive, eines nach dem anderen in basipetaler Folge und dasjenige, von welchem der Antheridienzweig entspringt, war, als dieser entstand, noch kein Oogonium, sondern ein einfaches Stück des Tragfadens.

Das Antheridium liegt der Oogonwand immer in den zwischen den Dornfortsätzen befindlichen Buchten, höchstens hie und da dem unteren Theile der Seitenfläche eines Fortsatzes, nie seinem Ende an. Nach Glättung der Eier treibt es hier, quer durch die Wand, einen Befruchtungsschlauch, der, wie bei *S. asterophora*, auf das oder die Eier gerade los wächst und nach Berührung derselben zu einem langen Schlauchanhang auswachsen kann.

Als relativ seltene Ausnahme von der beschriebenen Regel entspringt das zu einem Oogonium gehende Antheridium nicht von demselben Thalluszweige wie jenes, sondern wird von einem kurzen Aestchen eines nur örtlich nahen, einem anderen Zweigsysteme angehörigen Schlauches getragen. Fig. 14 zeigt zwei solche Fälle und bei *p* dazu ein kurzes Aestchen, welches in der Nähe des antheridientragenden steht und anscheinend selbst ein Antheridium trägt, das kein Oogonium erreicht hat. Dieselbe Figur zeigt ferner, dass ein solcher, Antheridien zu einem Nachbar sendender Schlauch seinerseits auch Oogonien bilden kann.

Mehr als ein Antheridium sah ich nicht an ein Oogonium treten; doch kann ein zweites, wegen der Stachelfortsätze, leicht übersehen werden. Sicher ist dagegen, dass, wie bei *S. asterophora*, gar nicht selten Oogonien mit normal reifenden Oosporen vorkommen, an welche kein Antheridium tritt. Höchstens findet sich an solchen gleichsam das Rudiment eines Antheridiums in Form einer kleinen abstehenden Zweigaussackung dicht unter der basiskopen Wand. (Fig. 14, o.)

11. Aphanomyces scaber.

(VI, 30—36.)

Von der Gattung *Aphanomyces* kam die früher [1]) als *A. scaber* beschriebene Form, deren kugelige Oogonien kurze, breite, conische Aussackungen von individuell sehr ungleicher Grösse und Vertheilung zeigen, zur Beobachtung.

Für die Entstehung der Oogonien gilt, bis sie ihre volle Grösse und Abgrenzung durch Querwände erreicht haben, wesentlich das Gleiche wie für die Saprolegnien, ebenso für ihre

---

[1]) Jahrb. f. wiss. Bot. II.

nachherige Wandverdickung. Ihre Stellung ist meist terminal auf einem längern oder kürzern Thalluszweige; sehr selten intercalar. Bis zur Vollendung der Abgrenzung sind sie von feinkörnigem Protoplasma überall gleichförmig erfüllt. Ist jene erfolgt, so scheidet sich eine dichte, wandständige Protoplasmaschichte von einem wassererfüllten hellen Mittelraum ab, welch' letzterer eine Zeit lang an Grösse zunimmt, während die Dicke der Wandschichte entsprechend kleiner wird, zunächst ringsum in annähernd gleichem Maasse, nur mit leichten, in wogender, langsamer Verschiebung begriffenen Unebenheiten auf ihrer Innenfläche. Von diesen wächst aber dann eine, an einer vorher nicht bestimmbaren Stelle gelegene, zu einer dicken, convex in den Innenraum einspringenden Anschwellung heran, indem Protoplasma nach ihr hin wandert (Fig. 30, 32). In dem Maasse als sie zunimmt, nimmt daher die übrige Wandschicht an Dicke ab und zugleich wird letztere, fast ihrer ganzen Dicke nach, zerklüftet in unregelmässig eckige, ungleich grosse, ungleich stark nach innen vorspringende Stücke, welche durch breite hyaline Zwischenräume getrennt werden. Alle diese Theile bleiben zunächst wandständig und auch in den hyalinen Zwischenräumen behält die Wand einen dünnen Protoplasma-Ueberzug. In dieser Anordnung zeigen sämmtliche Theile eine Zeit lang stete Verschiebung; insbesondere fällt bei der dicken Anschwellung auf, wie sie längs der Wand hin- und herrückt, so dass sie während einer Beobachtungszeit von 20—30 Minuten bald auf der dem Beschauer zu- oder abgekehrten Fläche des Oogoniums, bald in Seitenprofilansicht liegt. Endlich rückt aber die Anschwellung langsam in die Mitte des Oogoniums, mit der Wandstelle, welche sie verlässt, durch breite Protoplasmastränge in Verbindung bleibend und mit den anderseitigen Theilen der Wand durch Fortsätze, welche sie aussendet, in Verbindung tretend (Fig. 31, 33, 36*a*). In dem Oogonium liegt daher alsbald eine centrale oder excentrische, relativ dicke Protoplasmamasse von stetig langsam wechselnder Gestalt, mit dem Wandplasma in Verbindung stehend durch nach allen Seiten ausstrahlende, meist dicke Fortsätze, welche, sammt den wässerig erfüllten Räumen zwischen ihnen und dem zerklüfteten Wandplasma ebenfalls Lage und Gestalt stetig langsam verändern. Dieser Zustand dauert mehrere Stunden. Er macht auf den ersten Anblick den Eindruck, als beginne eine Desorganisation des Oogoniums. Mit einem Male aber tritt das gesammte wandständige Protoplasma, als geschlossener Sack, von der Membran zurück nach der Mitte zu, um sich mit der centralen Masse zu einer Kugel — dem Eie — zu vereinigen. Diese zeigt während ihrer Bildung in ihrer Peripherie noch helle Vacuolen, welche aber schnell verschwinden: das Wasser tritt in den Raum zwischen Ei und Oogoniumwand; ihre zuerst leicht wellig bewegliche Oberfläche wird nach einigen Minuten stabil, glatt, von distincter Hautschicht umzogen. Die ganze übrige Masse des Eies

besteht aus homogen-feinkörnigem Protoplasma mit Ausnahme eines kleinen, — vorher nicht unterscheidbaren — centralen oder etwas excentrischen hellen »Kernflecks« von anfangs spaltenförmiger, bald rund werdender Gestalt (Fig. 34, 36*b*). Es folgt nun die Bildung einer Membran an der Oberfläche des Eies und die Reifung dieses zur Oospore.

Nicht selten, wenn auch bei der Minderzahl der Exemplare und vorzugsweise bei solchen, welche in alten Culturen als die letzten entwickelt werden, treten diese Erscheinungen ein an ganz frei, d. h. mit keinem andern Thalluszweige als ihrem Träger und mit keinem Antheridium in Verbindung stehenden Oogonien (Fig. 36). In der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle sind dagegen Antheridien vorhanden (Fig. 30—35). Der Bau und die Entwicklung dieser zeigen von denen der Saprolegnien keine Verschiedenheit. Ihre Anlegung an das junge Oogonium erfolgt schon, bevor dieses seine definitive Grösse erreicht hat. Der Zweig, welcher ein Antheridium trägt, entspringt, soweit meine Beobachtung reicht, bei der vorliegenden Species immer von einem andern Thallusschlauche wie das Oogonium, zu welchem er herantritt. In der Mehrzahl der beobachteten Fälle tritt ein antheridienbildender Zweig zum Oogonium und theilt sich, wenn er die Oberfläche dieses erreicht hat, in zwei Aeste, welche divergirend das Oogonium umwachsen, etwa wie Daumen und Zeigefinger einer eine Kugel umspannenden Hand. Die Grösse des Divergenzwinkels und die specielle Richtung der Umspannung sind nach Einzelfällen sehr verschieden; nicht minder das Längenverhältniss der beiden Zweige. In den extremen Fällen bleibt entweder der eine dieser eine kurze Aussackung seines Trägers und nur der andere umwächst bogig das Oogonium (Fig. 30); oder beide zeigen das letztere Verhalten derart, dass sie einen grössten Kreis der Oogonkugel umspannen, und mit ihren Enden einander treffen (Fig. 32). Von den stärker entwickelten Zweigen grenzt sich dann das längere Endstück durch eine Querwand zum Antheridium ab, das dem Oogonium mit seiner einen Seite anliegt. In dem erstgenannten extremen Falle erhält also das Oogonium nur ein Antheridium in dem anderen, häufigeren zwei. Die Antheridien selbst zeigen nicht selten kurze Auszweigungen oder Aussackungen.

Ausnahmen von dieser Regel der Gestaltung und Anordnung fehlen nicht. Besonders treten oft mehr als ein Antheridienast zu einem Oogonium und umwachsen dann mit ihren Zweigen sowohl dieses als einander derart, dass der Verlauf der einzelnen nur sehr schwer sicher verfolgt werden kann. Auch andere Unregelmässigkeiten kommen vor. Ich habe dieselben nicht näher untersucht.

Wenn sich nun in dem antheridientragenden Oogonium die Eikugel geglättet hat, so treibt ein oder jedes Antheridium sofort quer durch die Oogoniumwand einen zarten, homogen-

glänzenden, schmalen Befruchtungsschlauch, welcher sich mit seinem Ende der Eioberfläche aufsetzt (Fig. 34). Derselbe bleibt sehr kurz, weil der Raum zwischen Ei und Oogonwand überhaupt nicht breit, jenes aber immer noch derjenigen Seite letzterer am meisten genähert ist, von welcher die Befruchtungsschläuche kommen. Sowie ein Schlauch das Ei erreicht hat, ist sein Wachsthum für alle Zeit beendigt. Einwanderung sichtbarer Theile aus dem Schlauch ins Ei wurde nicht beobachtet, jener schien vielmehr geschlossen zu bleiben — worüber freilich, bei seiner Kleinheit im vorliegenden Falle, eine sichere Entscheidung kaum gewagt werden darf. Unzweifelhaft ist aber auf alle Fälle, dass die eventuelle Communication zwischen Schlauch und Ei nur von ganz kurzer Dauer, und dass die eventuell übertretende Substanz nur ein minimaler Theil des Antheridieninhalts sein kann. Denn die Antheridien bleiben bis zur Vollendung der Oosporenreife turgescent und ihr Protoplasma lässt weder eine Verminderung noch andere Veränderung erkennen, als die steten Verschiebungen seiner Theilchen, die gewöhnlichen »Protoplasmabewegungen«. Erst nach vollendeter Oosporenreife erfolgt allmäliches Absterben der Antheridien. Die Befruchtungsschläuche selbst werden lange vorher sehr blass; sie sind zur Reifezeit wohl immer vollkommen unkenntlich. Auf die Berührung der Befruchtungsschläuche folgt unmittelbar das Auftreten der ersten Cellulosemembran an der Eioberfläche, wie bei den Saprolegnien. Der Reifungsprocess der Oosporen verläuft dann genau wie an den antheridienfreien Exemplaren.

Mehr als ein Ei in einem Oogonium habe ich bei der in Rede stehenden Pflanze nie beobachtet.

12. Bau und Keimung der reifen Oosporen.

Der Bau der reifen Oosporen der vorstehend beschriebenen Pflanzen ist für die meisten derselben längst bekannt. Es sollen daher hier über denselben und den Gang seines Zustandekommens nach der ersten Membranbildung um das Ei nur wenige Bemerkungen hinzugefügt werden.

Die reife Oospore der Saprolegnien aus der *Ferax*-Gruppe (VI, 17) hat sich umgeben mit einer mässig dicken Cellulosemembran, welche gesondert ist in eine dickere äussere Lage, Episporium, und eine dünnere innere, Endosporium. Der grösste mittlere Theil ihres Innenraumes wird eingenommen von einer homogenen, nicht sehr sark lichtbrechenden, daher blass contourirten Kugel, welche, wie Reagentien erweisen, ganz vorwiegend aus Fett besteht und daher kurz als Fettkugel bezeichnet sein mag. Ihre Lichtbrechung, verglichen mit jener von Fetttropfen, welche beim Zerdrücken oder bei Einwirkung wasserentziehender Reagentien aus dem Inhalt der Oospore austreten, macht wahrscheinlich, dass sie nicht ausschliesslich Fett

ist, sondern ein auch bei stärkster Vergrösserung homogen erscheinendes Gemenge von solchem und anderen, speciell eiweissartigen Körpern. Sichere Entscheidung hierüber war wegen der schweren Zugänglichkeit für Reagentien nicht möglich. Der Raum zwischen Fettkugel und Membran wird eingenommen von sehr gleichmässig körnigem Protoplasma, welches nur an einer Stelle einen runden oder linsenförmigen kleinen hellen Fleck zeigt, d. h. einen körnerfreien, völlig wasserhellen Raum, der zwischen Wand und Kugel liegt, von beiden nur durch einen ganz schmalen körnigen Streifen getrennt oder selbst die Wand unmittelbar berührend.

Wie oben beschrieben wurde, ist das Protoplasma des geglätteten Eies durchaus gleichförmig feinkörnig, mit hellem centralem Kernfleck. Es behält diese Beschaffenheit, nachdem die Membran aufgetreten ist und ihre Verdickung begonnen hat. Nach etwa 24—36 Stunden sieht man dann im Innern des Protoplasma mehrere, etwa 2—4 grössere Fettkugeln auftreten, allmählich an Volumen zunehmen und zuletzt zu der einen, die Mitte der reifen Oospore ausfüllenden zusammenfliessen. Sobald die Fettkugeln auftreten, ist der Kernfleck nicht mehr sichtbar; ob verschwunden oder nur verdeckt, ist nicht zu entscheiden. Ist die Kugel fertig, so ist auch der peripherische helle Fleck da; es ist daher die Annahme nahegelegt, dass er zu dem primären centralen wenigstens in naher Beziehung steht. Doch bleibt es immerhin zweifelhaft, ob er als Zellkern betrachtet werden darf. Der ganze Reifungsprocess der Oospore erfordert bei günstigen Vegetationsbedingungen 2 bis 4 Tage; die grösseren Fettkugeln erscheinen ohngefähr nach Ablauf der Hälfte dieser Frist.

Bei allen vorstehend beschriebenen Pflanzen, mit Ausnahme der *Achlya*-Arten, also den Saprolegnien, Pythien, Phytophthoren, Peronosporen und Aphanomycen (vgl. I, 8, II, 15, 16 III, 8, 20, VI, 35) ist der Bau der reifen Oospore dem soeben beschriebenen im Wesentlichen ganz gleich, also innerhalb der aus Epi- und Endosporium bestehenden Wand peripherisches durch den hellen Fleck unterbrochenes Körnerplasma und Fettkugel vorhanden; letztere ist von mir für Peronospora früher ungenau als »centrale Vacuole« bezeichnet worden. Dass leichte Modificationen der Wanddicke, der relativen Grösse der Fettkugel, der Granulationsform des Körnerplasmas nach Individuen und Species vorkommen, ist selbstverständlich. Bevor ich zur Beschreibung der bemerkenswerthen unter diesen übergehe, sei hervorgehoben, dass, ebensowenig bei Einzahl als bei Mehrzahl von Antheridien und Oosporen eine constante Stellung des hellen peripherischen Flecks letzterer zu jenen, resp. der Ansatzstelle ihres Befruchtungsschlauches vorhanden ist. Jene Arten ferner, deren Oogonien theils mit Antheridien und Befruchtungsschläuchen versehen sind, theils von diesen frei bleiben, zeigten in

beiden Fällen Reifung und Bau der reifen Oosporen durchaus übereinstimmend. Wenn vielleicht bei antheridienfreien Formen der *Ferax*-Gruppe eine durchschnittlich etwas geringere Wanddicke als bei den antheridientragenden zu bemerken ist, so gehört dies, wie sich zeigen wird, in die Reihe der specifischen Unterschiede.

Von den angedeuteten Modificationen sei zunächst erwähnt die starke Lichtbrechung und dunkle scharfe Contourirung der Fettkugel bei dem *Aphanomyces* (VI, 35). Dieselbe gibt das Bild, wie es beliebige reine Fetttropfen unter dem Mikroskop zeigen, was einen relativ grösseren Fettgehalt als bei den anderen in Rede stehenden Oosporen anzuzeigen scheint.

Ferner die bei *Pythium* (I, 8, II, 15) geringe relative Grösse der Fettkugel. Dieselbe liegt hier in einem von der wandständigen dichten Protoplasmaschicht umgebenen hellen Mittelraum, über dessen sonstige Ausfüllung keine bestimmten Angaben zu machen sind.

Sodann muss darauf aufmerksam gemacht werden, dass statt des e i n e n peripherischen hellen Fleckes manchmal zwei in der Fläche dicht neben einander liegende gefunden werden. In einem dauernd beobachteten (dem in Fig. 8, II, dargestellten) Exemplar von *P. arborescens* sah ich den hellen Fleck innerhalb 24 Stunden erst einfach, dann durch einen Streifen Körnerplasma in zwei rundliche kleinere getrennt, später wiederum grösser und einfach — Erscheinungen, welche für die Zellkernqualität des Fleckes nicht gerade sprechen dürften.

Endlich ist etwas ausführlicher zu reden von den mit Periplasma versehenen Gattungen, *Pythium, Phytophthora, Peronospora*. Wie oben dargestellt wurde, besteht hier das Ei der Hauptmasse nach aus einem Aggregat grober Fettkugeln. Bald nach der Befruchtung zerfallen diese in kleinere und dabei blasser contourirte Portionen, das Ei wird feinkörniger und heller als zuvor, ein Kernfleck, d. h. eine helle, rundliche Figur tritt jetzt gewöhnlich sehr scharf und in ohngefähr centraler Stellung hervor. Die nun beginnende Sonderung der Protoplasmatheile verläuft wesentlich wie bei *Saprolegnia* und erreicht den Reifezustand am dritten bis fünften Tag nach der Befruchtung. Gleichzeitig hat die unmittelbar nach dieser aufgetretene Cellulosemembran ihre definitive Dicke und Schichtung in Epi- und Endosporium erhalten; sie ist, wie andere Cellulosemembranen, ein Abscheidungsproduct des Protoplasmakörpers, welchen sie umgibt, hier also des Eies; bei *Pythium* und *Phytophthora* ist das evident, bei den Peronosporen liegt kein Grund vor, daran zu zweifeln. Das Periplasma nimmt bei den Formen, wo es spärlich entwickelt ist (*Pythium, Phytophthora*), an dem Aufbau der reifenden Oospore geringen morphologischen Antheil; es zieht sich zusammen zu einem unbedeutenden, unregelmässig körnigen Sacke, welcher die Oosporenmembran locker umgibt, oder es zerfällt in unscheinbare, dieser aufliegende, zur Reifezeit, zumal bei *P. omnivora*, nicht oder kaum

mehr kenntliche Körnerhäufchen (vgl. Taf. I—III). In wieweit hierbei etwa ursprüngliche Bestandtheile desselben gelöst und von der Oospore als Baustoffe aufgenommen werden, entzieht sich der Beobachtung. Auch bei den ächten Peronosporen kommen ausnahmsweise kleine, dürftige, die Oospore übrigens normal reifende Oogonien vor, in welchen der Sachverhalt nicht viel anders, das Periplasma jedoch immerhin schon reichlicher entwickelt ist (II, 16). In den normalen, grossen Oogonien der Peronosporen dagegen ist eine reichliche Periplasmamasse vorhanden und diese bildet sich um die reifende Oospore zu der zumal bei den pleuroblasten Formen derben äusseren Hülle um, welche ich früher Episporium genannt habe, jetzt Exosporium nennen will, und welche, wie bekannt, eine dicke, meist braune, bei manchen Arten mit sehr regelmässigem und charakteristischem Oberflächenrelief versehene Haut ist.

Ueber die Entwicklung und den Bau dieser kann ich heute nicht viel mehr sagen als in den Arbeiten von 1861, 1863 und 1866. Manche Detailfragen, welche noch gestellt werden könnten, habe ich auch seitdem unberührt gelassen. Da aber Cornu [1]) meine früheren Angaben, welche kaum über Schilderung beobachteter Thatsachen hinausgehen, nicht »logisch« genug findet, so mag dasjenige, was ich damals nach Vergleichung augenscheinlich verschieden alter Exemplare als Entwicklungsprocess beschrieb, hier nochmals beschrieben werden, nach andauernder Beobachtung desselben Exemplars, in Hängetropfencultur. *S. arborescens, S. intermedia* und *S. Alsinearum* lieferten auch bei dieser die Untersuchungsobjecte. Bei den beiden erstgenannten Arten (II, 18—21, III, 1—8) tritt einige Stunden nach dem Erscheinen der festen Cellulosemembran um das befruchtete Ei, in dem sonst nicht merklich veränderten Periplasma etwas reichlichere Abscheidung von Körnchen und unregelmässig gerundeten Ballen ein; übrigens in individuell sehr ungleicher Menge; manchmal erscheint auch eine oder die andere scharf umschriebene Vacuole. Später beginnt die körnig getrübte Masse an nicht genau morphologisch bestimmten Orten sich grösstentheils von der Oogonienwand loszulösen und um die Oberfläche des Eies zu sammeln. Diese ist von einer Periplasmaschichte vollständig umhüllt, von welcher breitere und schmälere Streifen radial zur Oogoniumwand verlaufen; letztere bleibt mit kleinen, zerstreuten körnigen Resten des Periplasma — dauernd — besetzt, zwischen den Radialstreifen des letztern ist klare wässerige Flüssigkeit. Weiterhin, während 12 und mehr Stunden, zieht sich die Periplasmamasse mehr und mehr um die Eioberfläche zusammen, die Radialstreifen fliessen vollständig ein in die an verschiedenen Orten ungleich dicke und ungleich

---

[1]) l. c. p. 103.

dichte Periplasmazone, mit welcher umgeben die Oospore nun in dem Oogoniumraum in Flüssigkeit suspendirt, nur noch einerseits durch den ihr angewachsenen Befruchtungsschlauch festgehalten ist. Während nun die Verdickung und Schichtensonderung in der Cellulosemembran einerseits fortschreitet, nimmt die Periplasmaschichte, diese immer eng umschliessend, successive die Eigenschaften einer festen, erst gelblichen, dann, intensiv gelbbraun werdenden Haut an, anfangs noch von unregelmässig körniger Beschaffenheit, nach und nach mehr — doch nie vollständig — homogen, aussen und innen scharf begrenzt werdend. Einzelne Körnchen des Periplasma bleiben unverbraucht an der Aussenseite zurück. Der Befruchtungsschlauch, welcher von Anfang her der Cellulosewand aufsitzt, wird mit dieser von dem Periplasma eingehüllt und von dem Exospor dann eine Strecke weit umscheidet. Auch wo er selbst längst unkenntlich geworden, wird in günstigen Exemplaren sein Verlauf bezeichnet durch eine das Exospor von aussen her radial durchsetzende, bis an die Cellulosehaut reichende Röhre.

Die Erhärtung der Periplasmamasse zum Exospor beginnt an ihrer innern, d. h. der mit der Cellulosemembran der Oospore in Berührung stehenden Fläche und schreitet in centrifugaler Richtung fort. Ihre definitive Dicke ist der der Cellulosemembran durchschnittlich ohngefähr gleich — nicht genau gleich, das einemal etwas dicker, das anderemal dünner; ihre Oberfläche, auch bei den unter Wasser gewachsenen Exemplaren, nie glatt, sondern unregelmässig und grobhöckerig. Manche dieser Höcker sah ich direct hervorgehen aus dichteren Körnerhaufen oder Klumpen des ursprünglichen Periplasma, welche bei der Formung des Exospors in geringerem Maasse an Volumen abnahmen als die Stücke zwischen ihnen. Andrerseits sah ich (vgl. z. B. III, 1—8) einzelne bald nach der Befruchtung in dem Periplasma entstandene kleine Vacuolen bis zur vollen Reife des Exospors, als helle Räume in diesem persistiren.

Abgesehen von den relativ unbedeutenden Höckern ist bei den unter Wasser gereiften Exemplaren die Gesammtoberfläche des Exospors ziemlich regelmässig gerundet. Auch löst sich die Oospore sehr oft vollständig, auch an der Ansatzstelle des Befruchtungsschlauchs, von der gerundet bleibenden Wand des Oogons los, um frei im wassererfüllten Innenraum zu schwimmen. Die in den luftführenden Intercellulargängen der lebenden Wirthpflanze gereiften Oosporen derselben Species zeigen bekanntlich, wie alle der Section »Effusae« angehörigen Arten, die Oberfläche des Epispors nach verschiedenen Seiten hin zu groben und sehr unregelmässigen Leisten ausgezogen, welche mit ihren Kanten der collabirenden Oogonwand anliegen, wie angeklebt sind. Die Vergleichung dieser Exemplare und der verschiedenen einzelnen Entwicklungszustände, welche man von ihnen findet, mit den im Wasser erwachsenen lässt kaum einen Zweifel daran, dass bei ihnen, in Folge der andern Beschaffenheit des umgebenden

Mediums, die Trennung des Periplasma von der Oogonwand unvollständig erfolgt, derart, dass radiale Verbindungsstreifen bleiben, welche zu den Leisten erhärten.

Noch mag hier erwähnt werden, dass mit dem Reifungsprocess oft eine geringe aber deutliche Volumenverminderung der in dem Exospor eingeschlossenen Oospore stattfindet, über welche ich übrigens genaue Messungen nicht angestellt habe, und dass besagter Process in den beobachteten Fällen mindestens 5—8 Tage von dem Zeitpunkt der Befruchtung an bis zu seiner Vollendung erforderte.

P. Alsinearum hat bekanntlich auf dem reifen dunkelbraunen Exospor netzförmig verbundene Leistenvorsprünge, deren Netzmaschen aussen manchmal durch eine ebenfalls braune Membranlamelle zu Blasen abgeschlossen sind, welchen nicht gar selten nochmals einzelne ebenfalls aus der braunen Substanz des Exospors bestehende Blasen aussen aufsitzen.

Bis zur Befruchtung und Umkleidung des Eies mit der festen Cellulosemembran erfüllt auch hier trübes, von zerstreuten Körnchen durchsetztes Periplasma den ganzen Raum zwischen Ei und Oogonwand. Seine Veränderungen unmittelbar nach der Befruchtung habe ich nicht gesehen. Etwa 10 Stunden nach derselben aber erscheint es von zahlreichen, in meist 1—2 unregelmässige concentrische Schichten geordneten Vacuolen durchsetzt, und zugleich in einer schmalen, hier und da knotig verdickten, die Cellulosemembran eng umschliessenden Zone viel dichter als weiter aussen. Die Vacuolen sind anfangs äusserst blass und zart umschrieben. Man kann sie bei bestimmten Einstellungen des Mikroskops leicht für dichter erfüllte Räume als die Streifen zwischen ihnen halten, was sie nicht sind; aus einer solchen optischen Täuschung ist wohl die Fig. 14, Taf. 8 meiner Arbeit von 1863 entstanden. Im Laufe der folgenden 12—24 Stunden nehmen sie nun an Schärfe successive zu, werden zugleich durchschnittlich etwas grösser, die trennenden Streifen entsprechend schmäler, so dass nach angegebener Frist die Profileinstellung ein scharf gezeichnetes rundmaschiges farbloses Netz um die reifende Oospore zeigt. Zugleich nimmt die diese umgebende dichte Schichte an Mächtigkeit etwas zu, beginnt sich durch Gelblich allmählich hellbraun zu färben und auf ihrer Aussenfläche erscheinen, zunächst sehr fein gezeichnet, die Netzleisten des Exospors (III, 28). Diejenigen unter diesen, von welchen man scharfe Profileinstellung erhält, passen immer auf einen der die Vacuolen trennenden Streifen. Von der farblosen Substanz dieser erscheinen sie allerdings auch immer scharf abgesetzt. Folgt nun successive Dickenzunahme des ganzen Exospors sammt seinen Netzleisten, während die Vacuolen successive an Zahl, die trennenden Zwischenstreifen an Breite abnehmen. Zuletzt trennt sich das ganze dünnwandige Vacuolennetz von der Oogonwand, an dieser nur geringe anhaftende Reststückchen zurücklassend, und zieht sich unter

Volumverminderung seiner Blasenräume nach dem Exospor hin zusammen (III, 29). Von einer Anzahl der jetzt noch vorhandenen Blasen bleibt die Wand ringsum erhalten, bräunt sich und erhärtet zu jenen oben erwähnten blasig überbrückten Maschen des Leistennetzes. Andere Maschen scheinen nach aussen geöffnet, nicht überbrückt zu werden; — doch ist es sehr schwer, auch auf dünnen Durchschnitten volle Sicherheit darüber zu erhalten, ob und wo es sich um wirklich offene, oder um solche Leistenmaschen handelt, bei denen blasige Ueberbrückung zwar vorhanden, aber sehr zart und vollkommen eingesunken ist. Sei dem wie ihm wolle, so sieht man jedenfalls in den persistenten gebräunten Blasenräumen Theile des Periplasma, welche direct zu Theilen des Exospors werden.

Aus diesen Beobachtungen, am einfachsten denen an *P. arborescens*, ist ersichtlich, dass das Exospor in der That nichts weiter ist als das nach Species charakteristisch veränderte Periplasma, so dass man als Ausdruck für die directe Beobachtung recht wohl kurz sagen konnte, das Exospor bildet sich aus dem Periplasma, »indem dieses sich um die Oospore gleichsam niederschlägt und erhärtet.«

Dass dieser kurze Ausdruck, wie jede vergleichsweise Bezeichnung, die Sache nicht ganz erschöpfend bezeichnet, gebe ich gern zu. Es handelt sich in der That nicht um einen einfachen erhärtenden Niederschlag, wie etwa den eines Gummi aus einer Lösung, sondern um einen complicirten morphologischen Process, dessen Product, das Exospor, wie schon die beiden beschriebenen Beispiele zeigen, charakteristische Gestaltung, oft auch noch sehr charakteristische, hier nicht näher zu erörternde feinere Structur, z. B. bei *P. Alsinearum* Radialstreifungen erhält.

Cornu's Einsprachen gegen meine früheren Angaben hatten, wie aus seiner nicht immer ganz klaren Auseinandersetzung ersichtlich wird, zwei Gründe. Erstens den, dass für die 1861 von mir für *Peronospora* gefundene Entstehungsweise des Exospors aus dem Periplasma keine anderweitigen analogen Fälle bekannt waren. Die hieraus resultirenden Bedenken sind jetzt beseitigt durch die von Russow, Juranyi, Strasburger studirte Entstehungsgeschichte der Exosporien und verwandter Bildungen von Pteridophyten, wie *Marsilia*, *Salvinia* u. a. m.[1]) Zweitens musste es in Ermangelung analoger Fälle und gegenüber sonst ganz allgemeiner Regel höchst auffallend sein, dass das ausserhalb der Cellulosehaut des Eies befindliche, mit letzterm gleichzeitig entstandene Periplasma zu einer das Ei umkleidenden Membran wird. Denn die allgemeine Regel ist die, dass eine Membran, welche einen Protoplasmakörper umgibt,

[1]) Vgl. Strasburger, Studien über Protoplasma, p. 43.

von diesem erzeugt und an seiner Oberfläche abgeschieden wird, ihrer Herkunft nach also eine Tochterbildung dieses Protoplasmakörpers ist. Das gilt z. B. auch für die Cellulosemembran der Oosporen, welche hier in Rede stehen. Die Membran aber, welche aus der directen Transformation des Periplasma hervorgeht, steht zu dem Protoplasmakörper des Eies nicht im Tochter- sondern im Schwesterverhältniss. Der Umstand, dass diese Exosporbildung hier und bei Pteridophyten eine von der allgemeinen Regel der Membranbildung abweichende Erscheinung ist, kann nun allerdings an der klar vorliegenden Thatsache nichts ändern. Weil aber in den regulären Fällen der Protoplasmakörper, welcher von einer Membran umgeben wird, auch der Träger der Kräfte ist, aus deren Wirkungen diese Membran hervorgeht, so stellt sich für die Fälle der periplasmatischen Exosporbildungen die Frage, ob nicht doch auch hier die Kräftewirkungen, welche die Transformation des Periplasma in Exospor zur Folge haben, ausgehen von dem Protoplasmakörper, welcher von dem Exospor umgeben wird, also in unserem Falle von dem des Eies, so dass gesagt werden könnte, das Protoplasma des Eies scheidet seine Cellulosehaut ab und transformirt das ausserhalb dieser befindliche Periplasma in Exospor.

Lässt man die analogen anderweitigen Fälle ganz bei Seite und hält sich nur an den von Peronospora als den einfachsten, so ist eine bestimmte Entscheidung der Frage doch schlechterdings unmöglich. Die Alternative ist diese: Entweder geht die Transformation des Periplasma von dem Ei aus, etwa so, dass irgendwelche Ausscheidungen von diesem durch seine Cellulosemembran in das Periplasma filtriren und dort die charakteristischen Transformationen verursachen; es wären alsdann bei der Erscheinung zweierlei Ursachen wirksam, einmal jene, welche als Transformationsfähigkeit des Periplasma, dann diejenigen, welche als transformirende Action des Eies zusammengefasst werden können; — oder die Ausbildung des Eies mit seiner Cellulosewand und die des Exospors verlaufen unabhängig von einander, die eine neben der andern als Wirkungen gemeinsamer Ursachen. — Ein drittes Verhältniss, etwa die Mitwirkung oder bestimmende Einwirkung ungleichnamiger umgebender Zellen, wie sie bei Farnexosporien denkbar wäre, ist hier nicht möglich, weil die Exosporbildung bei *Peronospora* auch an frei im Wasser liegenden Oogonien stattfindet und irgendwelche von der Cellulosewand dieser ausgehende Wirkung nicht anzunehmen ist.

So einfach hiernach die Frage auch zu liegen scheint, so ist doch, wie schon gesagt wurde, eine auch nur wahrscheinliche Entscheidung nach der einen oder andern Seite unmöglich. Man wird ja zu der Annahme der vom Ei ausgehenden bestimmenden Einwirkung a priori geneigt sein, weil man eben von den regulären Fällen her gewöhnt ist, einen Protoplasmakörper als activ bei der Bildung jeglicher Membran anzusehen, von welcher er umgeben wird.

Der uns beschäftigende Fall liegt aber ausserhalb jener Fälle, die in Kürze regulär genannt wurden, und wenn man bedenkt, dass das Periplasma ein Theil des Gesammtprotoplasma des Oogons ist, dass es von den Gemengtheilen und den Eigenschaften dieses Gesammtplasma jedenfalls ebensogut wie das Ei selbst, einen erheblichen Antheil erhält, so ist nicht einzusehen, warum es nicht auch ebensogut wie das Ei selbst einer in gewissem Grade selbständigen, von der directen Einwirkung dieses unabhängigen Entwicklung fähig sein sollte, welche eben in der Exosporbildung ihr Ende erreicht. Es wäre zwecklos, die Discussion hier weiter zu führen. Das Gesagte wird genügen, um zu zeigen, dass man hier wie überall, wo es sich um Erscheinungen an protoplasmatischen Körpern handelt, auf Schwierigkeiten stösst, die sich nicht so einfach erledigen lassen.

Ein Zugeständniss will ich übrigens noch an Cornu machen. Meine obigen Angaben beziehen sich auf *Peronospora*-Arten, und auch meine früheren Untersuchungen wurden vorwiegend an solchen gemacht, und ihre Resultate dann, allerdings nicht ohne aufmerksame Vergleichung, auch auf die nah verwandten *Cystopus*-Formen angewendet. Ich habe neuerdings versucht auch über die Entwicklung des *Cystopus*-Oogoniums directe Beobachtungen zu machen, konnte aber bei *C. candidus*, der allein zur Disposition stand, zu ganz bestimmten Resultaten nicht gelangen, weil die Cultur in Wassertropfen von dem Pilze schlecht ertragen wurde. Soviel kann ich jedoch aussagen, dass die Eientwicklung (auch der Bau der reifen Oospore) bei genannter Species in manchen, noch genauerer Untersuchung nicht unwerthen Einzelheiten von jener der Peronosporen abweicht. Die Bildung eines Exospors durch Transformation des Periplasma bleibt mir auch für *Cystopus* überwiegend wahrscheinlich; doch schliessen die Beobachtungen die Möglichkeit hier nicht völlig aus, dass die gesammten Membranen der Oospore durch den Protoplasmakörper dieser selbst abgeschieden werden. Cornu's Zweifel könnten sich daher, soweit sie auf *Cystopus* Bezug haben, als begründet erweisen, was fernere Untersuchungen entscheiden mögen.

Was endlich die Oosporen der untersuchten *Achlya*-Arten betrifft, so ist der Bau der Membranen der gleiche wie bei den anderen Saprolegnieen. Die an Gestalt und Grösse sehr ungleichen Oosporen von A. spinosa (IV, 16, 17) sind auch sonst von denen der Saprolegnien nicht sehr wesentlich verschieden, am wesentlichsten wohl dadurch, dass der peripherische helle Fleck fehlt — wenigstens konnte ich ihn nie finden. Eine relativ sehr grosse schwach lichtbrechende Fettkugel nimmt die Mitte des Innenraumes ein; selten sind statt der einen zwei vorhanden. Der übrige Raum wird von gleichmässig feinkörnigem Protoplasma erfüllt. Bei runden Oosporen bildet dieses oft eine gleichförmige Schicht rings um die ganze Fettkugel (Fig. 17). An vielen anderen Exemplaren aber kann diese Schichte an verschiedenen

Orten der Peripherie sehr ungleich dick und auf grössere Strecken selbst vollständig unterbrochen sein; die Fettkugel liegt an diesen Strecken direct der Wand an und ist mit ihrer gegenüberliegenden Seite gleichsam einer Aushöhlung der körnigen Protoplasmaausfüllung eingefügt (Fig. 16). Die speciellen Formen, in welchen diese Erscheinung auftritt, sind nach Individuen sehr mannichfaltig.

A. spinosa stellt durch diesen Bau eine Uebergangsform dar zwischen den anderen Saprolegnieen einerseits und andererseits der merkwürdigen Oosporenstructur von *A. prolifera* und *polyandra*. Bei diesen (IV, 4) liegt in der einen Hälfte des kugelrunden Innenraumes ein halbkugeliger oder ovaler, zart aber scharf contourirter und gleichförmig dicht feinkörniger Protoplasmakörper, mit seiner convexen einen Seite, welche die äussere heissen mag, der Wand angelegt, an der Kante zwischen äusserer und innerer Seite abgerundet. Der Querdurchmesser des Körpers ist etwas grösser als der Radius des kugeligen Innenraumes. In der andern Hälfte des letztern liegt meist eine, genau kugelrunde, sehr stark lichtbrechende Fettkugel, deren Durchmesser ebenfalls etwas grösser als der Radius des Innenraumes oder diesem gleich ist. Sie berührt einerseits die Wand der Oospore. Mit ihrer gegenüberliegenden Seite ist sie eingepasst in eine entsprechende Vertiefung in der Mitte der Innenseite des körnigen Protoplasmakörpers. Zwischen Fettkugel, gerundeter Kante des Protoplasmakörpers und Oogoniumwand bleibt ein Raum von der Form eines krumm dreiseitigen Ringes, und dieser wird ausgefüllt von einer sehr schwach lichtbrechenden, von ganz kleinen blassen Körnchen getrübten Protoplasmasubstanz. Ein peripherischer heller Fleck fehlt auch hier. Kleine individuelle Schwankungen in dem Grössenverhältniss von Fettkugel, körnigem Protoplasmakörper und Ring kommen vielfach vor; an Stelle der einen Fettkugel zuweilen auch zwei, gleich oder ungleich grosse. Wesentliche Aenderungen in dem beschriebenen Bauplane werden durch solche Schwankungen nicht hervorgebracht.

In jenen monströsen grossen Oosporen der *A. polyandra*, welche, wie oben (p. 276) erwähnt, zuweilen in Folge unvollständiger Trennung der Eier entstehen, fand ich, wie Fig. 10 für eine Doppeloospore zeigt, so viele Fettkugeln, als Eianlagen vereinigt blieben, in gleichen Abständen von einander der Membraninnenfläche anliegend, eingepasst in entsprechende Vertiefungen eines einzigen die Mitte des Innenraumes ausfüllenden körnigen Protoplasmakörpers, und jede Einpassungsstelle, wie in dem gewöhnlichen Falle, von dem dreiseitigen Ringe umgeben. — In dem körnigen Protoplasmakörper sieht man, von der vollen Reifung an bis zur Keimung, d. h. oft Monate lang, die Körnchen in steter, oft sehr lebhafter wimmelnder Verschiebung gegeneinander.

Nach eingetretener Reife tritt die Oospore in einen Zustand der Ruhe ein, welcher je nach dem Einzelfall verschieden lange Zeit dauern kann. Um Wiederholungen zu vermeiden, soll von der Dauer der Ruhezeit erst nachher die Rede sein.

Die nach Beendigung der Ruhe eintretende Keimung ist in ihren morphologischen Erscheinungen schon früher von Pringsheim, Cornu und mir selbst für eine Anzahl von Formen beschrieben worden. Ich kann, nach neueren Untersuchungen, die früheren Angaben auch für mehrere andere nachher zu nennende Species bestätigen und denselben nur Weniges hinzufügen.

Der Anfang der Keimung besteht darin, dass die Fettkugel allmählich das Ansehen einer körnigen Protoplasmakugel annimmt und diese dann durch strahlige Fortsätze in die wandständige Schicht vollständig hinüberwandert; die Oospore erhält hierdurch die Structur eines vegetativen Schlauches. (Vgl. Pringsheim l. c. 1873, Taf. XX, Fig. 7—11). Es wäre interessant, die Vorgänge dieser Veränderung besonders bei *Achlya* genauer zu verfolgen, was mir bisher nicht glücken wollte. Gleichzeitig mit diesen Veränderungen nimmt die Oospore an Volumen, oft beträchtlich, zu und ihre Wand erscheint dünner, die Scheidung von Endo- und Epispor unkenntlich. Folgt nun an einer beliebigen Stelle Austreibung eines, immer von einer Fortsetzung der innersten Wandschicht bekleideten Schlauches. Ist dieser ausgetrieben und der ursprüngliche Oosporenraum später entleert, so geht der Umfang der Oospore wieder auf das ursprüngliche Maass zurück und man sieht dann, wie ich besonders bei *S. Thureti* beobachtet habe, die Oberfläche fein gefeldert, bei näherer Betrachtung die Aussenschichten der Wand (Epispor) in sehr viele kleine Stückchen zerklüftet, welche dem glatten, in den Keimschlauch fortgesetzten Endospor aussen aufsitzen. Hieraus geht hervor, dass das an und für sich dünne Epispor während der Anschwellung in Stückchen zersprengt und hierdurch, so lange der Oosporenraum von Protoplasma erfüllt und turgescent ist, unkenntlich wird (vgl. IV, 11, 12; V, 9, 10).

Die weiteren Veränderungen können nun folgende sein:

1. Nach Bildung des Keimschlauchs, der kürzer als der Oosporendurchmesser bleiben oder diesen an Länge mehrfach übertreffen kann, wird die ganze somit schlauchartig verlängerte, überall protoplasmaführende Oospore ein Zoosporangium. Die Zoosporenbildung und -Entleerung in demselben findet jedesmal in der für das Genus typischen Form statt (V, 9, 10).

2. Alles Protoplasma wandert in den Keimschlauch, der ursprüngliche Oosporenraum wird »leer«, d. h. nur von wässeriger Flüssigkeit erfüllt. Das hierdurch entstandene schlauchförmige Keimpflänzchen kann dann

a. als kurzer unverzweigter Schlauch durch eine dicht über dem Oosporenraum stehende Querwand abgrenzt werden und sofort die Eigenschaften eines für die Species typischen Sporangiums annehmen (IV, 12);

b. bei hinlänglicher Ernährung sich verzweigen, mehrere typische Sporangien bilden, und, hierdurch erschöpft, zu Grunde gehen.

3. Endlich kann wie bei 2. ein Keimschlauch gebildet werden, welcher direct keine Zoosporangien erzeugt, sondern wenn er auf geeignetes Substrat gelangt ist, zum vegetirenden Thallus von der für die Species normalen Gestalt und Grösse heranwächst, und dann erst Zoosporen und auch Oogonien bildet.

Wie schon aus Pringsheim's Angaben hervorgeht, können bei manchen Arten alle drei Hauptformen bei der Keimung einer und derselben Species vorkommen. Welche der drei Formen auftritt, hängt dann wenigstens zum grossen Theil von der Nahrungszufuhr ab, wie unten gezeigt werden wird. So fand ich, und zwar je in derselben Material-Portion, die Formen 1., 2 *a.* und 3. bei *Achlya polyandra*, *S. monoica* und *asterophora*. — *S. torulosa*, *Thureti* und *A. prolifera* dürften sich ebenso verhalten, doch sah ich bei ersterer nur die Formen 1 und 3, bei den zwei letzteren nur 1.

Bei *Pythium gracile* habe ich 1 und 3 beobachtet, 3 jedoch nicht ohne einige Zweifel.

Andere Species sind, wenigstens nach den vorliegenden Beobachtungen und vorbehaltlich weiterer Untersuchung, auf eine der drei Keimungsformen beschränkt. Ich kann hierfür meine alten Untersuchungen an *Cystopus candidus* [1]) anführen, welche immer nur die Form 1, und an *Aphanomyces* [2]) und *Peronospora* [3]), welche immer nur die Form 3 zeigten, und hinzufügen: *Achlya spinosa*, *Pyth. de Baryanum*, beide ebenfalls nur mit Form 3; ferner *Pyth. proliferum* und *Phytophthora omnivora*, die in sehr zahlreichen Exemplaren nur in der Form 2 *a.* und *b.* keimten. Die Anfangsstadien der Keimung, und bei unmittelbarer Zoosporangienbildung der ganze Process, werden oft sehr rasch durchlaufen. Eine reife Oospore von *S. Thureti*, welche 24 Stunden anscheinend unverändert neben ausgekeimten lag und später in der Form 1. Zoosporen bildete, entleerte diese 6 Stunden nach dem Auftreten der ersten sichtbaren Veränderungen der Fettkugel. Aehnliches wurde bei derselben Species, *A. polyandra*, *Pythium* und *Phytophthora* öfters beobachtet.

---

[1]) Ann. sc. nat. 4. Ser. XX.

[2]) Jahrb. Bd. II.

[3]) Diese Beitr. 2. Reihe, p. 39.

II. Allgemeine Resultate.

13. Der Befruchtungsprocess.

Suchen wir jetzt die Resultate der vorstehend mitgetheilten Beobachtungsreihe zur Beantwortung der Frage nach der Entwicklung der Sexualorgane und ihrer Producte zusammenzufassen, so ergeben dieselben, in Uebereinstimmung mit bisherigen Anschauungen, für die Entwicklung der Eier in den Oogonien zwar zwei, nach dem Vorhandensein und Fehlen von Periplasma kurz zu bezeichnende Typen, gleichwohl aber in den Haupterscheinungen überall grosse Aehnlichkeit. Das Gleiche gilt von den Haupterscheinungen an den Antheridien, wenn man vorläufig absieht von deren früheren, der Anlegung an das Oogon vorhergehenden Entwicklungsstadien, auf welche unten zurückgekommen werden soll. Eine grosse Verschiedenheit herrscht dagegen, im Widerspruch mit bisherigen Anschauungen, in den Vorgängen der Befruchtung oder denjenigen, welche bisher so genannt worden sind.

Zunächst ist hervorzuheben, dass für die Fälle, wo Nebenast-Antheridien mangeln, Pringsheim's Ansicht, eine Befruchtung finde überhaupt nicht statt, ausser allem Zweifel steht, sowohl nach den lückenlosen directen Entwicklungsbeobachtungen an den Eiern und Oosporen, als auch auf Grund des Nachweises der Nichtexistenz jener Löcher in der Oogoniumwand, durch welche hypothetische Samenkörper heimlich ein-, nach Reinke auch unverrichteter Sache wieder hinausschlüpfen sollten. Rechnet man diese antheridienfreien Formen mit, so sind für die Befruchtung resp. Nichtbefruchtung wenigstens 6 verschiedene Formen zu unterscheiden, welche zusammen eine zwischen zwei Extremen abgestufte Reihe bilden.

1. Das eine Ende der Reihe wird gebildet von den *Pythium*-Formen, bei denen der grösste Theil des Protoplasma des Antheridiums als Gonoplasma in das Ei hinüber wandert, nachdem sich auf diesem die zarte Wand des Befruchtungsschlauches geöffnet hat. Zwischen Ei und Antheridium findet, mit anderen Worten, Copulation statt.

2. Bei *Phytophthora* tritt durch den Befruchtungsschlauch eine minimale, aber optisch noch zu verfolgende Menge von Protoplasma aus dem Antheridium in das Ei über. Eine enge Oeffnung des Schlauches auf dem Ei muss auch hier vorhanden sein.

3. Bei *Peronospora* konnte das Vorhandensein letzterer nicht mehr direct erkannt und das Protoplasma des Antheridiums auf dem Wege in das Ei nicht direct verfolgt werden. Nach der im Uebrigen sehr vollständigen Uebereinstimmung der beobachteten Erscheinungen mit den für *Phytophthora* nachgewiesenen ist aber der Uebertritt einer minimalen Plasmamenge als höchst wahrscheinlich anzunehmen. Ob dieselbe eine enge, aber doch gröbere Oeffnung der

dem Ei aufsitzenden Schlauchwand oder, auf diosmotischem Wege, die Micellarinterstitien dieser passirt, muss dahingestellt bleiben.

4. Bei bestimmten Formen oder Individuen von *Saprolegnia*, *Achlya*, *Aphanomyces* tritt zwar feste Berührung zwischen Schlauch und Ei ein, eine Oeffnung und ein sichtbarer Austritt von Antheridieninhalt in das Ei findet aber nicht statt.

5. Andere Individuen von *Saprolegnia* (bei *S. torulosa*, *asterophora*) zeigten zwar feste Anwachsung des Antheridiums an die Oogonienwand, aber entweder keine Befruchtungsschläuche oder nur solche, welche die Eier nicht erreichen.

6. Endlich Oogonien und Oosporen ohne Anlegung von Antheridien ausgebildet.

Bei diesem Sachverhalt ist es klar, dass manche der eingangs aufgezählten Angaben über die in Rede stehenden Processe für bestimmte Formen vollkommen oder annähernd richtig sind, dass aber ihre Uebertragung auf andere Formen verfehlt sein konnte. Speciell hat Cornu die Vorgänge bei *Pythium* in der Hauptsache richtig erkannt, nur das allerdings spärliche Periplasma übersehen, mit Unrecht hat er aber die für *Pythium* gültige Erscheinung auch auf *Saprolegnia* und *Achlya* zu übertragen gesucht. In ähnlicher Weise sind andere der oben aufgeführten Anschauungen zu beurtheilen, auf welche hier im Einzelnen nicht mehr eingegangen zu werden braucht. Vollkommen falsch sind nur jene Angaben, welche von einem Austritt geformter oder ungeformter Körper aus dem spontan geöffneten Ende der Befruchtungsschläuche in die Umgebung, nicht direct ins Innere der Eier, und von einem nachherigen Eintritt jener in die zu befruchtenden Eier selbst reden; falsch wenigstens für jene Formen, welche Gegenstand der oben dargestellten Beobachtungen waren. Wie es sich bei *Achlya racemosa* verhält, konnte ich allerdings nicht untersuchen. Ich vermag daher auch nicht, Pringsheim's Angaben über dieselbe ganz direct zu widersprechen, darf jedoch wohl daran zweifeln, dass sich diese Species von allen anderen Saprolegnieen so total verschieden verhält, wie sie thun würde, wenn die Angaben über die stossweise Entleerung ihrer Antheridien richtig wären.

Jene älteren Angaben, welche von präsumptiven Samenkörpern in der Umgebung der Eier reden, haben vielleicht, abgesehen von psychologischen, ihre thatsächlichen Gründe in jener Ausstossung von Protoplasmastücken aus den in der Glättung begriffenen Eiern von *Saprolegnia* und in dem zuweilen vorkommenden Zurückbleiben einzelner nicht wieder aufgenommener Körner zwischen denselben.

Bei der Verschiedenheit der beschriebenen Processe, welche als Befruchtungsvorgänge bezeichnet zu werden pflegen, entsteht nun die Frage, wie und ob in jedem derselben die Befruchtung stattfindet, wie man sich ihren Gang vorstellen kann.

Von der Action sexueller Organe, welche man überhaupt Befruchtung nennt, wissen wir zweierlei. Erstens nämlich, dass in den Fällen, wo Befruchtung vorkommt, die Einwirkung eines befruchtenden, männlichen Formelements, mag dasselbe Samenkörper, Pollen oder wie sonst heissen, auf das zu befruchtende, das Ei z. B., nothwendig ist für die Entwicklung des letzteren zum lebensfähigen Embryo; und zweitens, dass der sichtbare Act der Befruchtung besteht in dem Uebertritt einer Quantität protoplasmatischer Substanzen aus dem männlichen in das weibliche Element, mag dieses eine einfache Eizelle oder ein Thierei sein, oder ein complicirterer Eiapparat, wie jener der Angiospermen oder wie das Carpogon der Florideen. Man sieht, dass dem weiblichen Element von dem männlichen etwas zugetheilt wird, was es zur Entwicklung braucht. [1]) Unter protoplasmatischer Substanz verstehe ich hier der Kürze halber sowohl die Substanz des Protoplasma im engeren Sinne, als auch die des Kerns. Die Untersuchungen Strasburger's [2]) haben zwar für manche Fälle gezeigt und für viele wahrscheinlich gemacht, dass bei jenem Uebertritt protoplasmatischer Substanzen eine Vereinigung stattfindet zwischen den gleichnamigen Theilen, also z. B. den Kernsubstanzen des männlichen und des weiblichen Elements. Im Uebrigen, und unbeschadet des letzterwähnten Verhaltens, sind die Modalitäten des Uebertritts und der Vereinigung nach den Einzelfällen sehr verschieden. Als extreme Fälle seien in Erinnerung gebracht die Verschmelzung des Protoplasmaleibes von Samenkörper und Ei bei *Oedogonium*, wo beide zusammenfliessen wie zwei ungleich grosse körnige Schleimtropfen, und andererseits der optisch allerdings nicht direct nachweisbare, nach dem ganzen Zusammenhang der Erscheinungen aber als unzweifelhaft anzunehmende Austritt der befruchtenden Substanz durch die geschlossen bleibende, quellende Cellulosehaut des Pollenschlauches der Phanerogamen, ihr — allerdings nicht mehr als wahrscheinliches — sichtbares Wiedererscheinen als Spermakern in der Eizelle und die räthselhafte Vermittelung ihres Uebertritts in diese durch die vom Pollenschlauch direct getroffenen Eigehülfen.

Wenn nun auch, wie diese Beispiele andeuten mögen, unsere Kenntnisse von der Morphologie der Befruchtungsacte neuerdings in unerwarteter Weise gefördert worden sind, so wissen wir doch noch einfach nichts darüber, worin das Wesen des Befruchtungsprocesses besteht, welche Kräfte bei der Vereinigung der Protoplasmakörper wirksam sind, welche andere in Folge der Vereinigung in Wirkung treten und die Keimentwicklung in Gang setzen. In einem zweifelhaften Falle kann man über die Bedeutung der fraglichen Erscheinung als

---

[1]) Sachs, Lehrb. 4. Aufl. 1877.

[2]) Ueber Befruchtung und Zelltheilung. 1878.

Befruchtung nur entscheiden durch die experimentelle Feststellung des physiologischen Effects, bei Unmöglichkeit experimenteller Behandlung wohl auch Erfahrungen zu Hülfe nehmen, um wenigstens einen genügenden Grad von Wahrscheinlichkeit zu erhalten, oder die letztere gewinnen, indem man die morphologischen Vorgänge genau vergleicht mit solchen, welche in experimentell sicher gestellten Fällen stattfinden.

Für die Fälle der Phycomyceten, welche uns hier beschäftigen, fehlt die Möglichkeit experimenteller Behandlung, weil absichtliche Trennung und Zusammenbringung der fraglichen Organe, Eier und Antheridien, nicht ausführbar ist. Nach den übrig bleibenden Kriterien ist bei den Pythien und *Phytophthora* bestimmt von Befruchtung zu reden, weil Uebertritt von Protoplasma aus dem Antheridium in das Ei erfolgt und weil, ohne dass dieser vorhergegangen ist, die Ausbildung einer Oospore niemals beobachtet wird. Bei *Peronospora* sind die Daten die nämlichen, mit dem Unterschied, dass der Uebertritt des Protoplasma nicht deutlich ist. Bei der so grossen Uebereinstimmung aller übrigen Erscheinungen ist jedoch auch hier unbedenklich, wenngleich schon mit nicht so vollständiger Sicherheit, von Befruchtung zu reden.

Es mag hier die Bemerkung hinzugefügt werden, dass von diesen Peronosporeen *Phytophthora*, *Peronospora* (und *Cystopus*), der allgemeinen für Befruchtungen geltenden Regel entsprechend, immer nur ein befruchtendes Antheridium für jedes Ei haben. Wenn, wie es zuweilen vorkommt, zwei Antheridien einem Oogon ansitzen, so treibt doch, soweit die Beobachtung reicht, nur eines den Befruchtungsschlauch. Auch bei den Pythien genügt ein Antheridium. Dagegen verdient hier die Thatsache nochmaliger Hervorhebung, dass bei diesen Gewächsen der Eintritt des Plasmas von zwei oder mehr als zwei Antheridien in ein Ei eine häufige Erscheinung, bei bestimmten Arten sogar ganz vorherrschende Regel ist. Soviel mir erinnerlich, ist ein einigermaassen analoges Verhalten nur bei einigen Conjugaten und zwar als seltene Anomalie bekannt.

Anders als mit den letztgenannten Formen verhält es sich mit den Saprolegnieen. Hier sind die Erscheinungen der gesammten Eientwicklung, bei aller Aehnlichkeit, von jenen der Pythien und Peronosporen doch soweit verschieden, dass die bei letzteren gewonnenen Resultate nicht ohne weiteres übertragen werden können. Man muss sich vielmehr an die zu beurtheilenden Fälle allein halten und da tritt zunächst die in keinem der letztbesprochenen gefundene Thatsache hervor, dass bei manchen Species, — nämlich *Achlya spinosa*, *Aphanomyces*, *Saprolegnia asterophora* — die Oosporen sehr häufig ohne alle Mitwirkung von Antheridien ebensogut reifen, alle ihre Entwicklungsstadien in genau der gleichen Form durchlaufen,

wie wenn Antheridien und Befruchtungsschlauch vorhanden sind. Eine Lücke in den Kenntnissen ist hier allerdings noch vorhanden: ob die Keimfähigkeit der Oosporen in beiden Fällen bei den genannten Formen die gleiche ist, ist nicht sicher ermittelt, weil zur Zeit, wo die Keimung erfolgt, nicht mehr erkennbar ist, ob ein Antheridium vorhanden war und weil die Schwierigkeiten der directen Beobachtung eines isolirten Eies, von seiner ersten Entwicklung bis zur Keimung, bis jetzt nicht überwunden werden konnten. Da aber in beiden Fällen der Bau der reifen Oosporen genau der gleiche und da bei anderen Saprolegnieen sicher bekannt ist, dass die Keimung ebensogut nach Fehlen wie nach Anwesenheit von Antheridien erfolgt, so liegt kein Grund vor, an der Keimfähigkeit in den beiden uns beschäftigenden Fällen zu zweifeln. Nimmt man nun an, dass in dem Falle der Anwesenheit von Antheridium und Befruchtungsschlauch eine Befruchtung stattfindet, so würde folgen, dass die reife keimfähige Oospore hier ebensowohl mit als ohne Befruchtung ausgebildet werden kann. An und für sich ist eine solche Annahme zulässig. Denn was wir von Sexualität überhaupt und speciell von der Nothwendigkeit der Befruchtung wissen, sind nicht mehr als empirisch festgestellte Thatsachen und Regeln, welche für bestimmte, meist für überaus zahlreiche Fälle, aber keine allgemeine principielle Geltung haben. Tausend Species können der sexuellen Befruchtung nothwendig bedürfen, und eine oder die andere, ihnen nächst verwandte nicht im geringsten. Das zeigen die Beispiele der parthenogenetischen *Chara crinita*, der apogamen Farne, auf welche hier wohl nur kurz hingewiesen zu werden braucht.

So gut es nun Species gibt wie *Chara crinita*, bei denen die Eier ohne jede Befruchtung sich ganz genau so verhalten, wie die anderer nächst verwandter Species, welche für ihre Weiterentwicklung der Befruchtung nothwendig bedürfen, so gut könnten auch von den Eiern einer Species wie *Sapr. asterophora*, die einen befruchtungsbedürftig sein, die andern nicht, letzteren das Etwas, was jene von der Antheridie empfangen, auf anderem Wege während ihrer Entwicklung zugetheilt worden sein. Soweit man die Dinge zu beurtheilen vermag, könnte eine Veränderung der Ernährung z. B. die in Rede stehende Differenz verursachen, und da bei *S. asterophora* und *Aphanomyces* die Antheridien oft (nicht immer) ausbleiben, wenn der auf einem Insect cultivirte Rasen alt, die Zersetzungsproducte des Substrats daher vielleicht andere sind als zu Anfang, so liesse sich gerade hier eine Erklärung der Differenz aus der Aenderung der Qualität der aus dem Substrat zugeführten Nährstoffe plausibel machen.

Es fragt sich aber, ist die Annahme, von welcher wir ausgingen, richtig, findet in den Fällen, wo Antheridie und Befruchtungsschlauch vorhanden sind, bei den in Rede stehenden Formen eine Befruchtung wirklich statt. Und da sich alle untersuchten Saprolegnien, Achlyen

und Aphanomyceten in allen hierher gehörigen Punkten mindestens sehr ähnlich verhalten, so können wir die Frage auf alle ausdehnen. Die Antwort lautet, dass bei keiner der in Rede stehenden Formen ein zwingender Grund für die Annahme einer Befruchtung vorliegt.

Um sich hierüber klar zu werden, sind die beiden Scenen von Pringsheim's combinirtem Act auseinander zu halten und zu fragen, ob erstens Befruchtung des Eies mittelst des Befruchtungsschlauches, zweitens vielleicht des Oogoniums durch das sich anlegende Antheridium stattfindet. Die erste Frage stellen wir voran, weil sie nach der Analogie von *Pythium* jedenfalls bei weitem am nächsten liegt. Sieht man sich in den Beobachtungen um nach directen Gründen für das Stattfinden der Befruchtung, so fehlt der eines sichtbaren Substanzübertritts oder auch nur einer festen Verwachsung des Schlauches mit dem Ei. Der Schlauch bleibt geschlossen, eine Entleerung des Antheridiums, d. h. eine Wanderung des Protoplasma aus dem ursprünglichen Antheridienraum hinaus, findet nur in dem Maasse statt, als die Schläuche wachsen, bei *Aphanomyces*, wo diese sehr kurz bleiben, verändert sich das Antheridium bis zur Oosporenreife so gut wie gar nicht. Ueber das Stattfinden eines eventuellen Uebertritts gelöster Substanz in das Ei ist hiermit nichts entschieden; ihrer Annahme würde nichts im Wege stehen, wenn anderweitige Gründe dafür sprächen.

Erfahrungen, welche für die Nothwendigkeit der Einwirkung von Antheridium und Schlauch sprächen, liegen durchaus nicht vor. Man sieht erstens die Oosporen ohne dieselben genau so reifen, wie da, wo sie vorhanden sind. Zweitens ist es eine alte Erfahrung, dass in nicht hierher gehörigen Fällen das Auftreten einer Cellulosemembran auf dem Ei mit dem Moment der Befruchtung erfolgt, es ist in diesen Fällen das erste Anzeichen der erfolgten Befruchtung. Bei den in Rede stehenden Pflanzen findet nun allerdings Coincidenz der Membranbildung mit der Berührung durch den Schlauch auch oft statt; die Membran erscheint aber bei antheridienführenden Formen auch dann, wenn aus irgend welchen Ursachen die Bildung der Schläuche unterbleibt, und zwar erscheint sie, soweit bestimmbar, ohngefähr zur selben Zeit nach der Eiglättung, wie wenn Schläuche vorhanden wären; es kann daher hier nur von Coincidenz beider Erscheinungen und nicht von der causalen Abhängigkeit der einen von der andern die Rede sein.

Nur zwei Erscheinungen liessen sich als directe Argumente für die Wahrscheinlichkeit einer Befruchtung anführen, nämlich die Thatsache, dass die Schläuche geradeswegs auf die Eier loswachsen, oder sogar, wenn sie anfangs eine andere Richtung eingeschlagen hatten, in scharfem Winkel nach einem noch unberührten Ei zu umbiegen; und ferner dass bei *S. ferax* ein Schlauch rascher über ein Ei hingleitet, welches schon von einem andern berührt war, als über ein noch unberührtes. Das bei der obigen Beschreibung dieser Erscheinungen erwähnte

Auftreten eines hellen körnerfreien Flecks an dem Ei ist zu unbeständig, um hier herangezogen werden zu können. Die erste Thatsache zeigt unzweifelhaft eine Beeinflussung der Wachsthumsrichtung, eine Anziehung um kurz zu reden, der Schläuche durch die Eier an; ob diese aber zu einer Befruchtung der Eier in Beziehung steht oder nicht, bleibt hierbei völlig unentschieden. Wir werden auf diesen Punkt später zurückkommen. — Die zweite Thatsache ist die für unsere Frage beachtenswertheste und fordert jedenfalls zur Vorsicht in der Beurtheilung und in der Generalisirung der Urtheile auf, weil sie anzudeuten scheint, dass nach der Berührung durch den Schlauch in dem Ei eine Veränderung eingetreten ist, welche sich in einer veränderten Anziehung der Schläuche zu erkennen gibt. Für diejenigen Fälle, wo besagte Erscheinung eintritt, muss die Möglichkeit zugegeben werden, dass eine Befruchtung, und zwar alsdann durch nicht direct sichtbaren raschen Uebertritt gelöster Substanz, stattfindet. Weiter dürfen wir in dem Zugeständniss nicht gehen, gegenüber den beobachteten Erscheinungen einerseits und unserer Unkenntniss von den wesentlichen inneren Vorgängen bei sexueller Befruchtung andererseits. Es liesse sich z. B. recht wohl denken, dass die rein mechanische Berührung der Eioberfläche durch einen Schlauch die Bildung der festen Cellulosemembran am Ei um ein Geringes beschleunigt und hierdurch dessen Anziehungskraft für einen andern Schlauch verändert, ohne irgendwelche Stoffabgabe an das Ei und ohne irgendwelche Veränderung in diesem, welche nicht auch ohne Schlauchberührung, vielleicht alsdann etwas später eingetreten wäre.

Nicht besser als mit den von der directen Beobachtung hergenommenen Argumenten für unsere Frage steht es mit den indirecten, von Homologien und Analogien zu entnehmenden. Dass die Oogonien und Antheridien von *Pythium* den hier in Frage stehenden homolog sind und dass sie einen Befruchtungsprocess wirklich vollziehen, ist zweifellos; noch zweifelloser aber doch die Homologie der antheridienführenden Oogonien mit den antheridienfreien derselben Species oder gar desselben Stockes. Gleiche oder auch nur analoge physiologische Eigenschaften und Leistungen sind nun ja zwar bei homologen Organen überhaupt nicht nothwendig, dürfen aber bei so nahe, wie die in Rede stehenden, übereinstimmenden wohl supponirt werden. Hätte man die Organe von *Pythium* und *Peronospora* allein zum Vergleich mit den hier in Frage stehenden, so läge allerdings die Annahme analoger Befruchtungsvorgänge in beiden sehr nahe. Bei dem wirklichen Stand der Kenntnisse liegt aber die Analogie mit den antheridienfreien Oogonien von *Saprolegnia*, *Achlya*, *Aphanomyces*, jedenfalls noch näher. Die Zuhülfenahme von Homologien und Analogien führt also nicht minder wie die directe Beobachtung zu dem Resultat, dass in unsern Fällen ein Befruchtungsprocess weder nachweisbar noch selbst vorwiegend wahrscheinlich ist.

In vorstehender Auseinandersetzung wurden die Eigenschaften der mit und ohne Antheridien gereiften Oosporen einer Species als vollkommen gleich betrachtet, und was ihren Bau betrifft, gilt dieses streng, sowohl für die meisten von Pringsheim, als für alle von mir beobachteten Fälle. An dem von Pringsheim angegebenen gelegentlichen Vorkommen relativ sehr dünnhäutiger Exemplare, habe ich übrigens, wie schon oben bemerkt, keinen Grund zu zweifeln. Pringsheim[1]) gibt aber noch eine andere Erscheinung an, welche eine Verschiedenheit zwischen morphologisch gleichen Oosporen einer Species, je nachdem sie mit oder ohne Anwesenheit von Antheridien gereift sind, enthält, und welche hier nicht unerörtert bleiben darf, weil sie als ein wenn auch nur schwaches Argument für das Stattfinden von Befruchtung angeführt werden kann. Ich meine, um mit Pringsheim's Worten zu reden, dass die parthenogenetischen Oosporen früher, d. h. nach kürzerer Ruhezeit, keimen, als die befruchteten.

So wie sie dieser Satz formulirt liegt die Sache hier aber nicht, wie eine Reihe von Beobachtungen über die Dauer der Ruhezeit zeigt, welche im Jahre 1880 angestellt wurden und zunächst hier mitzutheilen sind. Vorausgeschickt sei, dass ich aus oben angegebenen Gründen nicht im Stande war, bei *A. spinosa*, *Sapr. asterophora* und *Aphanomyces* die parthenogenetischen Oosporen von befruchteten zu isoliren, um die etwaigen Unterschiede in der Dauer der Ruhezeit festzustellen, und dass letztere aus technischen Gründen nicht für einzelne Oosporen genau, sondern jedesmal für die einer Cultur angehörigen ohngefähr bestimmt wurde. Zu diesem Behufe wurden jedesmal ein oder mehrere mit eben reifen Oosporen reichlich versehene Rasen der zu prüfenden Form in einem wassererfüllten Gefäss isolirt und der Tag der Isolirung notirt; sodann sämmtliche Gefässe unter möglichst gleichen äusseren Bedingungen gehalten — sie standen alle dicht bei einander — und in der Regel alle 8—14 Tage Musterung vorgenommen (nur einmal gelegentlich einer Ferienreise eine vierwöchentliche Unterbrechung gemacht, während welcher *Aphanomyces* keimte, die übrigen Materialien unverändert blieben), und der Tag, an welchem die ersten Keimungen an einer isolirten Partie beobachtet wurden, als das Ende ihrer Ruhezeit notirt. Die relative Ungenauigkeit dieses Verfahrens liegt auf der Hand, da nicht alle Oosporen eines Rasens am nämlichen Tage reifen, und vereinzelte erste Keimungen in dem Material eines oder mehreren Rasen leicht übersehen werden konnten. Doch beziehen sich die hieraus resultirenden Fehler auf alle zu vergleichenden Fälle gleichmässig, so, dass sie die Gewinnung eines ohngefähren Durchschnittresultats nicht hindern. Die beobachteten Fälle sind folgende:

---

[1]) Jahrbuch IX, p. 200.

	Datum der Reifung,	der ersten beobachteten Keimung.	Ohngefähre Dauer der Ruhezeit.
Saprol. monoica [1])	15. Mai	7. October	145 Tage
» » [2])	3. Juni	18. October	137 »
» » [3])	10.—14. Aug.	18. October	68 »
Saprol. Tureti [1])	Ende März bis Ende April	1. August	92 » (v. 1. April ab gerechnet)
» » [2])	4. August	28. September	45 »
Saprol. torulosa	2. August	12. August	10 »
Achlya polyandra [1])	30. Mai	6. Juli	37 »
» » [2])	22. Juni	13. Juli	21 »
Achlya prolifera	Januar bis Ende Februar.	28. September	212 » (v. 1. März ab gerechnet)
Achlya spinosa	Anfang Juni	nach 8—10 Tagen	8—10 Tage
Saprol. asterophora	März bis Mai	22. September.	175 Tage (v. 1. April ab gerechnet).

Zu diesen Angaben ist zuvörderst zu bemerken, dass an dem als Ende der Ruhezeit bezeichneten Datum immer nur eine kleine Zahl der Oosporen der untersuchten Partie keimten, die Zahl der Tage bezeichnet daher nur das ohngefähre Minimum der Ruhedauer. Die überwiegende Mehrzahl der Oosporen einer Cultur ist um die bezeichnete Zeit anscheinend durchaus unverändert, viele bleiben es noch lange Zeit hindurch. So fanden sich z. B. am 22. September noch ungekeimte, anscheinend keimfähige Oosporen in der oben notirten Cultur von *A. spinosa;* sehr zahlreiche desgleichen am 22. September in der Cultur [1]) von *S. thureti* und der von *S. torulosa.* An diesen zuerst übrig bleibenden tritt dann später nach und nach Keimung ein, je nach dem Einzelfall in verschieden rascher Folge: bei *A. polyandra* am schnellsten, 8—14 Tage nach Beginn der ersten hatten die weitaus meisten Oosporen gekeimt; bei *A. prolifera* sehr langsam, viele Wochen hindurch sind immer nur ganz vereinzelte Keimungen zu bemerken. *A. spinosa* entzog sich, wegen Spärlichkeit und geringer Reinheit des Materials, zuletzt der genauen Controle. In den letztgenannten Culturen von *S. thureti* und *torulosa* hatte sich die Keimung bis Ende October über die letzten vorhandenen Oosporen erstreckt.

Sieht man von letzterwähntem Verhältniss ab, und berücksichtigt das ohngefähre Minimum der Ruhedauer, auf welches allein sich auch Pringsheim l. c. bezieht, so zeigt obige Beobachtungsreihe, dass dieses allerdings bei einer und derselben untersuchten Form sehr ungleich sein kann — z. B. *S. monoica* — dass es aber doch unverkennbar in bestimmten Fällen, unter gleichen äusseren Bedingungen nach Species verschieden ist. Selbst einander sonst sehr ähnliche Arten wie *A. polyandra* und *prolifera* zeigen in dieser Hinsicht grosse Verschiedenheit. Es zeigt sich ferner, dass gerade die extremst verschiedenen Fälle solche Species oder Oosporen betreffen, bei denen eine »parthenogenetische« Eientwicklung nicht stattfindet; denn in den sehr genau controlirten Culturen von *A. polyandra* sowohl wie *prolifera* wurde nie ein antheridienfreies Oogon beobachtet, und an den rasch keimenden Exemplaren von *A. spinosa*

war das zugehörige Antheridium zur Zeit der Keimung vielfach noch wohlerhalten vorhanden (vgl. IV, 18).

Mit dem Nachweis solcher specifischer Unterschiede ist ein Einwand gegen Pringsheim's Behauptung allerdings noch nicht begründet, denn diese bezieht sich, wenn auch nicht in scharfer Formulirung, doch wohl ihrem eigentlichen Sinne nach auf die Differenzen zwischen den mit und ohne Befruchtung ausgebildeten Oosporen einer und derselben Species. Und zwar werden von solchen genannt *A. polyandra* und »*S. ferax*.« Von ersterer kann überhaupt nicht die Rede sein, aus Gründen, welche in Vorstehendem schon angedeutet und in dem 15. Abschnitt näher darzulegen sind. Pringsheim's Beobachtungen für *S. ferax* aber haben in der vorstehenden Untersuchungsreihe Wiederholung und auch, was die nackten Thatsachen betrifft, Bestätigung erfahren, denn unsere *S. monoica*, *Thureti* und *torulosa* bilden miteinander und vielleicht mit noch anderen Formen die als *S. ferax* von Pringsheim zusammengefasste Collectivspecies; und die parthenogenetische Form *torulosa* hat ein Ruheminimum von 8—10, die nicht parthenogenetische *monoica* dagegen von 68—145 Tagen, die ebenfalls rein parthenogenetische so gut wie nie Antheridien bildende Form *Thureti* hält aber mit der Durchschnittsziffer des Ruheminimums zwischen beiden ersteren die Mitte; in einem besonderen Falle war dasselbe sogar erheblich länger (92 Tage) als das kürzeste der für *S. monoica* beobachteten (68 Tage). Schon hiernach kann man nicht allgemein aussagen, dass bei Pringsheim's *S. ferax* die Ruheminima der parthenogenetisch erzeugten Oosporen kürzer sind als die nicht partenogenetischer. Hierzu kommt aber noch ein anderer Gesichtspunkt. Wie schon oben angedeutet und im 15. Abschnitt ausführlicher zu erörtern ist, sind die drei genannten Formen keineswegs solche einer und derselben Species angehörige Formen, die in Folge irgend welcher äusserer oder sonstiger Ursachen wechselsweise auseinander hervorgehen. Sie sind vielmehr, soweit nach mehrjährigen Erfahrungen geurtheilt werden kann, drei erblich constante Species oder Racen, die eine immer mit Antheridien versehen, die beiden anderen immer parthenogenetisch. Die Differenz ihrer Ruheminima stellt sich daher in die Kategorie derjenigen Differenzen, welche wir oben als Species-Eigenthümlichkeiten auch bei anderen Arten kennen lernten. Eine directe Ursache dieser Differenz in dem Fehlen oder Vorhandensein von Antheridien und Befruchtungsschläuchen zu finden, dafür fällt jeder Grund weg; sie kann vielmehr nur eine gemeinsame Ursache haben mit den anderen Species-Eigenthümlichkeiten, denen sie correlativ ist.

Die angeführten Thatsachen und Beobachtungen genügen um darzuthun, dass Pringsheim von an und für sich richtigen Beobachtungen aus, mit seiner oben reproducirten Aussage viel

zu weit geht. Diese durfte nicht mehr besagen, als dass bestimmte »parthenogenetische« Oosporen ein viel kürzeres Ruheminimum als bestimmte »befruchtete« haben; was darüber hinausgeht ist unbegründet, insbesondere soweit es directe Causalbeziehungen zwischen der Ruhedauer und der präsumptiven Befruchtung oder Parthenogenie betrifft.

Nachdem die erste oben gestellte Frage verneinend beantwortet ist, bleibt die zweite noch discutabel: ob vielleicht eine Befruchtung des Oogoniums selbst durch das anliegende Antheridium stattfindet, ob also der Befruchtungsact in ein der Austreibung der Antheridienschläuche vorausgehendes Stadium zu verlegen sei. Die Ei- und Oosporenbildung wäre alsdann eine Folge der Befruchtung. Es bedarf nun aber wohl keiner besonderen Auseinandersetzung, dass sich aus der directen Beobachtung für die Beantwortung dieser zweiten Frage dieselben Argumente und Schlüsse ergeben wir für die erste, und dass die von *Pythium* hergenommenen Analogien ganz unzweifelhaft für Verneinung sprechen, weil hier unzweifelhafte Befruchtung nach Austreibung des Antheridienschlauches und mit Hülfe desselben stattfindet, nicht aber vorher durch das dem Oogon anliegende Antheridium, und weil diese Befruchtung das vorher geformte Ei betrifft und nicht das Oogonium vor der Eiformung. Die zweite Frage muss daher noch bestimmter wie die erste mit Nein beantwortet werden. Meine oben (p. 231) angegebene Meinung, soweit sie auf eine Bejahung derselben hinauslief, beruhte auf unvollständiger Kenntniss der Thatsachen.

Auf Grund des gedruckten Wortes allein könnte man freilich eine befruchtende Beziehung der Antheridien zu den Oogonien immer noch vermuthen, weil letztere, nach Pringsheim, mit besondern Apparaten zur Vermittelung der Vereinigung mit den Antheridien, den »in vielen Fällen nur rudimentären weiblichen Copulationsästen oder Copulationswarzen« versehen sein sollen. Wären solche besondere Apparate wirklich da, so würden sie allerdings zum Nachdenken über ihre Function auffordern und würde nach der ganzen Sachlage am ersten vermuthet werden können, dass sie doch etwa irgend einem Befruchtungsvorgang dienen. Die Thatsachen liegen aber anders. Einerseits bleiben allerdings in den Ansatzflächen der Antheridien bestimmte circumscripte Stellen der Oogoniumwand in vielen, vielleicht in allen Fällen dünnhäutiger als der grösste Theil des Umfangs dieser, sie sind die spätern Eintrittsstellen der Antheridiensschläuche; eine andere Beziehung zur eventuellen Befruchtung haben sie auch nach Pringsheim nicht. Sie finden sich auch bei *Pythium* bei manchen Peronosporen, wo über den Befruchtungsprocess selbst kein Zweifel besteht. Andererseits haben die Oogonien vieler in die hier behandelte Formenreihe gehöriger Arten radiale, als Stacheln, Warzen etc. auftretende Wandaussackungen: einzelne von sehr wechselnder Gestalt und Grösse kommen zuweilen, doch nicht zu oft bei *A. polyandra*

vor; von *A. spinosa*, *Saprolegnia asterophora*, *Aphanomyces* wurden sie oben beschrieben; sie sind aber keineswegs auf die Saprolegnieen im engeren Sinne beschränkt, sondern finden sich auch, wie angegeben, bei *Pythium*-Arten, und nicht selten, allerdings keineswegs constant, in Form stumpfer Warzen auch bei *Peronospora densa.*[1]) Manche Saprolegnieen, wie *S. monoica*, *Achlya prolifera* haben glatte, aber mit den bekannten Tüpfeln versehene Oogonien und jene Tüpfel können vielleicht als den Aussackungen anderer Species homolog betrachtet werden. *Achlya racemosa* hat nun nach Pringsheim's Darstellung spitze Aussackungen, welche zugleich viel dünnwandiger sind, als die übrige sehr derbe Oogonienwand, welche also in dieser Beziehung Ansatzstellen der Antheridien gleichen. An die dünnwandigen Aussackungen sah Pringsheim bei *A. racemosa* manchmal Antheridien angelegt; er hielt sie daher für in diesen Fällen besonders ausgebildete, in andern Fällen auf die dünn bleibende, nicht ausgesackte Wandstelle beschränkte eigene Vereinigungsorgane. Und was bei anderen Arten theils von Tüpfeln, theils von Ausstülpungen vorkommt, soll dann ganz oder zum Theil, fungirend oder functionslos, in die gleiche Kategorie gehören.

Aus unseren obigen Darstellungen geht hervor, dass für die Aussackungen der beschriebenen Species das gerade Gegentheil von Pringsheim's Ansicht richtig ist. Sie sind nicht die Ansatzorte für die Antheridien, sondern diese treten in die Lücken zwischen ihnen. Dass bei sehr dicht stehenden Aussackungen wohl auch einmal ein Antheridium auf die Seitenfläche einer solchen kommen kann, ist fast selbstverständlich und ändert nichts an dem Sachverhalt. Nicht anders liegen die Dinge bei *A. racemosa.* Nach Pringsheim's Darstellungen (vgl. dessen Taf. XIX.), auf welche ich mich hier allein beziehen kann, ist die Anlegung des Antheridiums an eine Aussackung ein Ausnahmefall; sie erfolgt gewöhnlich an glatte Stellen der Oogonwand. Mögen die Tüpfel glatthäutiger Oogonien nun auch meinetwegen den Aussackungen anderer homolog sein, ein Grund, sie für rudimentär oder klein gebliebene Vereinigungsorgane zu halten, liegt schlechterdings nicht vor.

Pringsheim's Auseinandersetzungen lassen durchblicken, dass er sich, zum Theil wenigstens, durch andere Gründe als die soeben besprochenen Thatsachen auf seine Ansicht hat führen lassen. Er meint nämlich das Auftreten seiner Vereinigungsorgane, mögen sie als Tüpfel oder als Aussackungen erscheinen, stehe in directem Zusammenhange mit der Bildung jener hellen Flecke im Innern des heranreifenden Oogoniums, also mit charakteristischen Veränderungen in dem Protoplasma, welche, wie ich hinzufüge, an anderweitig vorkommende Bildungen von

---

[1]) Vgl. Ann. sc. nat. 1863, T. 20, p. 104.

Empfängnissflecken und dergleichen erinnern. Oben wurde aber gezeigt, dass dieses für die hellen Flecke der glatten Formen, wie *S. ferax*, ein einfacher Irrthum ist, und für die mit Aussackungen versehenen auf einer ebenfalls irrthümlichen Vermengung von zweierlei sichtbaren hellen Flecken beruht, nämlich der im Innern des wasserausstossenden Protoplasma befindlichen Vacuolen, welche mit der Wandoberfläche nichts zu thun haben, und der hellen Figuren, als welche die Aussackungen, rein in ihrer Eigenschaft als Relieftheile, bei bestimmter Einstellung des Mikroskops erscheinen müssen. Was in letzterer Beziehung bei der Beschreibung von *S. asterophora* gesagt wurde, gilt auch für alle anderen in Frage kommenden Fälle. Auf die Beschreibung der Einzelerscheinungen selbst brauche ich hier nicht zurückzukommen. Nach allen diesen Daten und Erwägungen fällt für die Annahme besonderer Vereinigungsorgane jede Spur eines Grundes weg. Wären sie übrigens wirklich vorhanden, so würden sie für das Stattfinden einer Befruchtung wiederum nichts beweisen, sondern nur eine Discussion anregen können, welche jetzt überflüssig ist.

Da die Frage nach der Function der Aussackungen einmal berührt werden musste, so mag die Bemerkung gestattet sein, dass sie, soweit beurtheilt werden kann, wohl mit jenen zahlreichen ähnlichen Bildungen in eine Kategorie gestellt werden dürfen, welche an der Oberfläche von anderen der Fortpflanzung dienenden Zellen — Sporen, Pollenkörnern — und sonstigen kleinen Körpern bekannt sind, und deren Leistung wohl hauptsächlich darin besteht, die Verbreitung ihrer Träger zu fördern oder ihnen Schutz zu gewähren.

14. Entstehungs- und Wachsthums-Ursachen von Antheridien und Nebenästen.

Bei der Betrachtung der oben beschriebenen, der Vereinigung vorangehenden Entwicklungsstadien von Oogonium und Antheridium treten einige Fragen hervor, welche hier noch berührt werden müssen. Sie kommen bei sämmtlichen in dieser Arbeit behandelten Formen in Betracht und betreffen die causalen Beziehungen zwischen der Entstehung der Oogonien und Antheridien und die Einwirkung ersterer auf die Wachsthumsrichtung von Antheridien und Nebenästen.

Nach der gegenseitigen Stellung, Insertion von beiderlei Organen unterscheidet man bei den untersuchten Arten zwei Hauptfälle, den einen mit nächst benachbartem Ursprung beider Organe an demselben, androgynen Thalluszweige, den andern mit von einander morphologisch weit entfernten Ursprungsorten der zusammentretenden Organe, eingeschlechtigen, entweder Oogonien oder Antheridien tragenden Thalluszweigen. Zu den ersteren, in Kürze den androgynen Formen, gehören z. B. in der Regel die meisten Pythien, *Phytophtora omnivora*, *Saprolegnia monoica*, *asterophora*, *Achlya spinosa*, zu den anderen, die ich kurz dicline nennen

will, *Pythium megalacanthum, Achlya prolifera, Aphanomyces scaber.* Für jede Species ist eines der beiden Verhältnisse Regel, das ausnahmsweise Vorkommen des anderen aber nicht ausgeschlossen. Ob die Diclinie bis zur vollständigen Diöcie gehen kann, lasse ich aus oben angedeuteten Gründen dahingestellt, und wiederhole nur, dass eine bestimmte directe Beobachtung dafür nicht vorliegt. [1]) Die Entstehung der Sexualorgane ist bei *P. de Baryanum* besonders leicht genau zu verfolgen. Sie zeigt in dem regulären Falle der Androgynie die Eigenthümlichkeit, dass jedesmal erst ein Oogonium zu seiner vollen Grösse und Abgrenzung heranwächst und dann unmittelbar daneben ein, resp. zwei Antheridien entstehen. Bei derselben Species kommt Diclinie als Ausnahme vor. In diesem Falle ist ein Oogonium einem seinem Träger räumlich (nicht morphologisch) benachbarten Thalluszweig genähert und an dem jenem nahe liegenden Theile des letztern entsteht das Antheridium. An anderen als den soeben bezeichneten Orten werden — abgesehen von einzelnen unten noch zu berührenden zweifelhaften Fällen — Antheridien nicht beobachtet, obgleich dieselben, falls sie vorkämen, an ihrer häufigen Hakenform erkennbar sein müssten. Die Erscheinungen an der regelmässigen androgynen Form und die Thatsache des Fehlens isolirter Antheridien führen zunächst zu der Annahme, dass zwischen der Entstehung der beiderlei Organe eine ursächliche Beziehung existirt. Es fragt sich dann aber, ist die successive Bildung beider die Wirkung einer gemeinsamen Ursache, hat das fertile Zweigstück Eigenschaften erhalten, vermöge deren es erst je ein Oogon, dann ein Antheridium daneben bildet, und letzteres auch dann ausbilden würde, wenn das Oogon unmittelbar nach seiner Abgrenzung entfernt oder zerstört wäre; oder ist die Bildung des Antheridiums die Consequenz von Einwirkungen, welche das Oogonium nach seiner Entstehung auf seine nächste Umgebung ausübt. Der denkbare Weg, der Frage experimentell, durch Vivisection, beizukommen, ist nicht wohl ausführbar. Die diclinen Ausnahmefälle aber beantworten die Frage mit der grössten Wahrscheinlichkeit zu Gunsten der causalen Abhängigkeit der Antheridienbildung von dem Vorhandensein eines benachbarten Oogoniums, denn sie zeigen, dass jene, bei dichter Annäherung des letzteren, auch an solchen Orten erfolgt, wo sie andernfalls nicht erfolgt sein würde.

Fragt man weiter, welcher Art die Einwirkung des Oogoniums auf die Antheridienbildung ist, so liegt die Annahme unmittelbar nahe, dass es sich in unserem Falle in letzter Instanz um die Wirkung chemischer Differenzen handelt, denn die später eintretenden Befruchtungserscheinungen erweisen für die Zeit des Befruchtungsprocesses jedenfalls eine stoffliche Verschiedenheit des Inhalts der beiderlei Organe, und nichts steht a priori der Annahme entgegen,

---

[1]) Vgl. auch Cornu l. c. p. 72.

alle Thatsachen sprechen vielmehr dafür, dass diese Verschiedenheit schon in den Anfangsstadien ihrer Entwickelung vorhanden ist, resp. ihren Anfang nimmt. Zu einer präcisen Nachweisung derselben reichen unsere Reagentien derzeit nicht aus. Allein schon die oben bei der Entwicklungsgeschichte beschriebenen Erscheinungen der Bildung und Umbildung der Fettkugeln u. s. w. sind direct greifbare Argumente dafür, dass in dem Oogonium stoffliche Verhältnisse bestehen, welche den übrigen Theilen der Pflanze fehlen. Schon vor der Ballung der Eier ist das Protoplasma des jungen Oogoniums durch optische Eigenschaften ausgezeichnet, welche direct auf stoffliche Besonderheiten hinweisen. Neben den Sexualorganen kommen bei unserer Pflanze nicht selten jene keimfähigen, geschlechtslosen Ruhezellen oder Conidien vor, Zellen, welche jungen Oogonien in Gestalt und Grösse oft völlig gleich sind, aber durch andere Lichtbrechung, Feinkörnigkeit etc. ihres Protoplasmas meist auf den ersten Blick erkennen lassen, dass sie etwas anderes sind als Oogonien.

In welcher Weise die stofflichen Besonderheiten für die Antheridienbildung bestimmende Wirkungen ausüben, dafür fehlt die Möglichkeit einer sichern Vorstellung. Die Haupt-Alternative wird die sein, dass es sich entweder um physikalische Processe handelt, welche in Folge chemischer Veränderungen als die direct wirksamen eintreten, z. B. um electrische Spannungen und Ausgleichungen; oder um directe chemische Wirkung von Stoffen, welche aus dem Oogonium abgeschieden werden und dann mit dem zur Antheriumbildung kommenden Protoplasma in Beziehung treten. Die erstere, physikalische Annahme hat nur den einen Vorzug, dass sie gänzlich im Dunkeln tappt. Die andere steht wenigstens mit der direct beobachteten Erscheinung in Uebereinstimmung, dass stoffliche Sonderungen und Abscheidungen im Innern des Oogoniums der Ballung des Eies wirklich vorangehen. Dass hierbei auch nicht direct sichtbare Abscheidungen gelöster Körper, welche durch die Membran nach aussen diffundiren können, stattfinden, ist zum mindesten nicht unwahrscheinlich. In wieweit diese hypothetischen Körper etwa mit den Protoplasmabestandtheilen des künftigen Antheridiums chemische Verbindungen eingehen, oder als Fermente wirken, muss natürlich ganz dahingestellt bleiben. Auf den Boden der Thatsachen kehren wir aber zurück mit Hervorhebung der Erscheinung, dass sich die antheridienbestimmende Wirkung der Oogonien immer nur auf eine äusserst geringe, die Länge des Oogoniumdurchmessers kaum je übertreffende Entfernung äussert. Gehen wir von der chemischen Annahme aus, so muss der hypothetische, abgeschiedene Stoff in minimaler Menge abgeschieden und von dem benachbarten antheridienbildenden Plasma sofort vollständig gebunden oder zerstört werden, denn andernfalls müssten in einem kleinen, zahlreiche Pythiumhyphen und tausend Oogonien enthaltenden Wassertropfen an vielen nicht direct an Oogonien grenzenden Orten

jener Antheridien entstehen. Fälle wie der Fig. 12, Taf. I abgebildete, wo in etwas grösserer Entfernung von einem Oogon ein Zweiglein auftritt, welches seiner Form nach ein nicht recht fertig gewordenes Antheridium sein könnte, sind vielleicht aus, wegen zu grosser Distanz unvollständig gebliebener Oogoniumeinwirkung zu erklären, doch bleibt das unsicher, weil die Form solchen Zweigleins nie charakteristisch genug ist, um seine Prädestination zum Antheridium sicher erkennen zu lassen.

Die bekannten Thatsachen zeigen endlich, dass die Ausgiebigkeit der Antheridienbildung an einem Oogonium nach Einzelfällen insofern sehr verschieden ist, als ein intercalares Oogon ein oder zwei androgyn entstandene Antheridien erhalten kann; dazu eventuell noch ein anderes diclinen Ursprungs; oder auch letzteres allein. Diese und ähnliche Differenzen führen, unter Voraussetzung der obigen Annahmen, zu der Ansicht, dass die so zu sagen antheridienbildende Kraft eines Oogons, oder die Menge der von ihm abgegebenen Substanz, ceteris paribus nach Einzelfällen ungleich sein kann. Freilich ist hierbei die gleiche Empfänglichkeit oder gleiche Fähigkeit der Umgebung für die Erzeugung von Antheridien vorausgesetzt, für deren Beurtheilung uns jeglicher Anhaltspunkt fehlt.

Die an *P. de Baryanum* gewonnene Anschauung, dass die Bildung der Antheridien in bestimmten Fällen ursächlich bedingt sei durch Einwirkung der zuerst vorhandenen Oogonien auf die ihrerseits dazu fähigen, aber durch keinerlei sichtbare Besonderheit eine Prädestination anzeigenden Thallusäste, findet sehr vollständige Bestätigung und Unterstützung in den bei *P. megalacanthum* beobachteten Erscheinungen. Die nach allen Richtungen mit ihren Zweigen über und durcheinander gewachsenen Thallusfäden im Wasser entwickelter Exemplare bilden an morphologisch nicht vorausbestimmbaren Orten Oogonien. Antheridien werden dann erzeugt von anderen Zweigen entfernten Ursprungs, und zwar immer nur von solchen, welche sich in nächster örtlicher Nachbarschaft der vorher entstandenen Oogonien befinden. Anders als durch directe, auf kurze Entfernung wirkende, von den Oogonien ausgehende Action ist diese Thatsache nicht zu erklären. Allerdings kommen bei dieser Species, wie beschrieben wurde, öfters Oogonien vor, welche keine Antheridien erhalten und dann in vegetative Zweige oder Zoosporangien auswachsen. Solche Exemplare kommen aber auch nie zur Eibildung, von der man doch annehmen muss, dass sie in einem normal beschaffenen Oogon unabhängig von der Gegenwart der Antheridien eintreten müsste. Sie haben daher augenscheinlich überhaupt andere Eigenschaften, als völlig normal ausgebildete, und das Ausbleiben der Antheridienbildung in ihrer Nähe findet in der Unvollkommenheit der Ausbildung des betreffenden Oogons seine einfache Erklärung.

Ganz analoge und zu denselben Erwägungen und Anschauungen führende Thatsachen

lernten wir oben bei *Achlya spinosa* kennen: der Regel nach androgyne, dicht neben und zeitlich nach dem Oogon entstandene Antheridien, und solche diclinen Ursprungs, wo ein Oogon an einen andern Faden anstösst an diesem entstehend. Auch der in der Regel wenigstens dicline *Aphanomyces scaber* scheint sich hier anzuschliessen, insofern, soweit ich die Sache verfolgt habe, beliebige an junge Oogonien grenzende vegetative Zweige die Antheridien entwickeln. Nicht minder könnten hier gleich *Achlya racemosa* und bestimmte Formen von *S. monoica* mitbetrachtet werden, von welchen jedoch erst nachher die Rede sein soll.

Zunächst möge hier die Bemerkung eingeschaltet werden, dass die Constatirung der Wirkung eines Oogoniums auf die Entstehung der ihm anliegenden Antheridien an einem vegetativen Zweige eine Erscheinung bis zu gewissen Grenzen völlig erklärt, welche mir bisher immer räthselhaft war, nämlich die, dass bei Peronosporeen im Innern befallener Pflanzentheile kaum je ein reifendes Oogonium gefunden wird, dem nicht das befruchtende Antheridium ansässe. Sehr viele dieser Formen, z. B. *P. effusa*, *arborescens*, *Alsinearum* sind nicht oder nicht streng androgyn, der Ursprungsort des Oogons und des Trägers eines ihm angelegten Antheridiums liegen morphologisch oft weit auseinander. Man musste sich nun in solchen Fällen bisher vorstellen, der Antheridienträger, irgendwo entsprungen, wüchse gegen das Oogon hin, um sich ihm anzulegen. Bei dieser Vorstellung ist es aber geradezu unbegreiflich, wie er sein Ziel jedesmal mit jener unfehlbaren Sicherheit von weither erreicht, gegenüber den Hindernissen, die er zu überwinden hat in dichten Geweben, wo die Pilzhyphen eingeklemmt sind in enge Intercellulargänge und diese von anderen pilzführenden wiederum getrennt durch feste, für die fructificirenden Zweige des Pilzes undurchdringliche Zellenlagen. Mehr noch als für die altbekannten Peronosporen würde diese Schwierigkeit gelten für *Pythium megalacanthum* bei seinem normalen Vorkommen in dichtem Gewebe, da seine Oogonien in der Regel mit mehreren Antheridien diclinen Ursprungs versehen sind. Die für *P. megalacanthum* vorliegende directe Beobachtung, dass das Oogonium Antheridienbildung an den gerade vorhandenen, örtlich benachbarten Zweigen hervorruft, lässt sich einfach auf jene Peronosporen anwenden und beseitigt für sie wie für das *Pythium* die Schwierigkeit, denn in den Pflanzentheilen, wo Oogonienbildung an einer Peronosporee stattfindet, ist das Vorhandensein einer Mehrzahl von Zweigen des Pilzes nebeneinander in einem Intercellularraum Regel und leicht zu erklären.

Die vorstehenden Erwägungen und Folgerungen können selbstverständlich nicht für alle in dieser Arbeit untersuchten Fälle gelten. Zunächst wurde für die meist streng androgyne *Phytophthora* hervorgehoben, dass Oogon und zugehöriges Antheridium fast gleichzeitig sichtbar werden, so dass die Annahme einer für beide gemeinsamen, in den Eigenschaften des Trägers

gelegenen Entstehungsursache kaum umgangen werden kann. Die bei dieser Pflanze relativ seltenen und in ihrer Entstehung nicht genau untersuchten Fälle morphologisch entfernten Ursprungs von Oogon und Träger des diesem anliegenden Antheridiums mögen jedoch in die oben erörterte Kategorie gehören, und auch für die androgynen Fälle ist wenigstens die Möglichkeit einer causalen Einwirkung des — allerdings alsdann noch sehr jugendlichen — Oogons nicht ausgeschlossen.

Etwas anders liegt die Sache bei den Saprolegnieen mit grösseren Nebenästen. Formen wie *Achlya racemosa*, nach Pringsheim's und Hildebrand's Darstellung, und *S. monoica* könnten zwar, wie schon bemerkt, auch in die erste Kategorie gerechnet werden, weil bei ihnen in der Regel die antheridientragenden Nebenäste örtlich ganz nahe beim Oogonium entspringen. Jedoch schon bei *S. monoica* erstreckt sich das Auftreten jener Aeste oft auf Theile der Thalluszweige, welche von den Oogonienanlagen weit entfernt sind, und beginnt mit diesen fast gleichzeitig. Für *S. asterophora* wurde das Nämliche oben beschrieben. Bei *A. polyandra* ist ein noch fernerer Ursprung häufig und bei *A. prolifera* endlich vorherrschende Regel diese, dass beiderlei Organe von ganz getrennten Hauptstämmen des Thallus, vielleicht sogar in wirklich diöcischer Vertheilung entspringen. Ich habe bei letzterer Species isolirte, d. h. ohne andere in einem Gefässe cultivirte Rasen beobachtet, welche 14 Tage lang nur Nebenäste in sehr grosser Zahl producirten, so dass ich rein »männliche« Exemplare vor mir zu haben glaubte. Nachher kamen jedoch Oogonien hinzu. Jedenfalls zeigt diese letzte Beobachtung, dass es Formen gibt, bei welchen jene mit dem Namen Nebenäste bezeichneten Zweige des Thallus ohne jede Einwirkung von Oogonien auftreten; und da ausschliesslich an den Nebenästen die Antheridienbildung stattfindet, so erreicht diese, kann man sagen, ein in bestimmter Form auftretendes Anfangs- oder Vorbereitungsstadium unabhängig von bereits vorhandenen Oogonien irgend welchen Alters.

Auf der anderen Seite zeigen aber gerade die selbständige Nebenäste entwickelnden Formen aufs schlagendste die entwicklungsbestimmende Einwirkung der Oogonien; denn jene Nebenäste können sich reichlich verzweigen, bei hinreichender Ernährung weite Strecken durchwachsen, es ist aber ganz herrschende, vielleicht ganz ausnahmslose Regel, dass, wie zur Genüge beschrieben, Antheridien nur von denjenigen Zweigen gebildet werden, welche in Berührung oder wenigstens in nächste Nähe eines Oogoniums gelangen. Die einzige mögliche Ausnahme von dieser Regel könnten jene, von Pringsheim (1873) auf seiner Tafel XVIII, Fig. 6 — 8 z. B. abgebildeten Fälle, zu welchen vielleicht auch der in unserer Fig. 14, p. Taf. IV. von *A. spinosa* gehört, darstellen, in welchen man kleine Nebenäste findet, welche in eine Zelle endigen, der nach ihrer Gestalt und eventuellen Schlauchtreibung der Name Antheridium nicht

versagt werden kann, wenn auch nicht gerade absolut zwingende Gründe ihn fordern. Erkennt man aber die Antheridienqualität dieser Bildungen an, so kommen sie erstens so überaus selten vor, dass sie die Gültigkeit der Regel auf keinen Fall beeinträchtigen könnten. Zweitens aber ist für keinen der von mir und, soviel aus den Beschreibungen ersichtlich, von Anderen beobachteten Fälle nachgewiesen, dass diese Antheridien nicht jedesmal in nächster Nähe eines Oogoniums entstanden waren. Kommen sie zur Anschauung in Präparaten, welche aus einem Gefäss genommen und dann auf dem Objectträger ausgebreitet worden sind, so kann jenes leicht der Fall gewesen, das Antheridium aber bei der Ausbreitung aus der Lage, in der es entstand, verschoben worden sein. Ja selbst ohne Zuthun des Beobachters könnte eines der Saprolegnieen-Culturen so gerne störenden kleinen Thiere die Verschiebung besorgt haben. Dass aber an den Enden von Nebenästen, welche einem Oogonium sehr nahe kommen, auch ohne es zu berühren, Antheridien, und selbst später schlauchtreibende gebildet werden können, ist bei ruhig liegenden Objectträger-Culturen öfters zu beobachten. Unsere Fig. 1, Taf. VI. z. B. stellt einen Fall dieser Art dar. Die Erscheinungen der Antheridienbildung selbst brauchen hier nicht wiederholt zu werden.

Zu der Einwirkung der Oogonien auf die Differenzirung und Gestaltung der Antheridien in ihrer unmittelbaren Nähe kommt in vielen Fällen die andere auf die Wachsthumsrichtung der antheridientragenden Zweige hinzu. Dieselbe ist selbstverständlicher Weise nur bei solchen Formen zu beobachten, welche frei im Wasser wachsen. Am klarsten tritt sie hervor bei Formen mit langen Nebenästen wie *Saprolegnia asterophora*, *Achlya polyandra* und zumal *prolifera*. Was von Thatsachen über sie zu berichten, ist in obenstehenden Einzelbeschreibungen schon enthalten. Die Nebenäste zeigen, wie dort beschrieben, vielfach Krümmungen, wechselnd ungleichseitig gefördertes Längenwachsthum, über dessen Zurückführung auf innere und äussere Wachsthumsursachen bestimmte Aussagen nicht gemacht werden können. Die Thatsache ferner, dass sie sowohl ihre gleichnamigen Nachbarn und Hauptäste, wie andere dünne Körper, Algenfäden u. dergl. oft schraubig, nach Art von Schlingpflanzen umwinden, zeigt Beeinflussung des Längenwachsthums durch einseitigen Druck an; eine genaue Untersuchung des hierbei in Betracht kommenden Mechanismus hat der Kleinheit der Objecte wegen grosse Schwierigkeit und wurde nicht unternommen. Sobald nun aber ein kräftig wachsender Nebenast in eine bestimmte Distanz von einem jungen Oogonium gelangt, sieht man sein Ende sich diesem zuneigen und dann in der oft beschriebenen Weise zur Antheridienbildung anlegen. In Hängetropfenculturen wurde diese Richtungsänderung, zumal bei den längeren Nebenästen der *A. prolifera*, öfters direct beobachtet. Die Distanz, in welcher das Oogonium ablenkend wirkt,

lässt sich auf ohngefähr die Grösse des Oogoniumdurchmessers schätzen. Aus den Einzelbeschreibungen ist ferner ersichtlich, dass die Wirksamkeit des Oogons in ein bestimmtes ohngefähr durch seine Abgrenzung bezeichnetes Entwicklungsstadium fällt; früher sowohl wie später, nach der Eibildung, findet kein neuer Zutritt von Nebenästen mehr statt.

Die beschriebene Ablenkung der Nebenäste lässt sich auf keine andere als eine in den besonderen Eigenschaften des Oogoniums selbst gelegene Ursache zurückführen. Von anderen äusseren Ursachen könnte man a priori etwa an Lichtstrahlen denken, insofern sich wenigstens fragen liesse, ob etwa die wachsenden Nebenastenden negativ heliotropisch und dabei gegen Beleuchtungsdifferenzen sehr empfindlich seien und zu dem Oogon dann hingelenkt würden, wenn dieses ihre eine Seite — freilich schwach genug — beschattet. Derartige Möglichkeiten sind aber durch die in den Hängetropfenculturen öfters beobachtete Thatsache ausgeschlossen, dass die Ablenkung auch dann erfolgt, wenn Oogon und Nebenäste neben einander auf der ebenen von unten beleuchteten Fläche des Objectträgers liegen.

Fragt man nun weiter, worin die ablenkenden Eigenschaften des Oogons bestehen, so kommt man auf eine ähnliche Alternative wie oben bei der Frage nach den Ursachen, welche die Formung der Antheridien bestimmen. Entweder handelt es sich um eine Anziehung wie zwischen Magnet und Eisen oder zwischen ungleichnamig elektrischen Körpern; oder das Oogon muss in dem betreffenden Entwicklungsstadium eine Substanz an seiner Oberfläche abscheiden, welche auf die Wachsthumsrichtung des Nebenastes einwirkt; sei es, dass die Wirkung eine chemische ist, welche eintritt, wenn die ausgeschiedene Substanz mit dem Nebenast in Berührung kommt; sei es, dass die Abscheidung auf den Nebenast einen mechanischen Reiz ausübt. Letzteres wäre auf zweierlei Art denkbar. Entweder könnte die das Oogon umgebende Flüssigkeitsschicht in Folge der Beimischung des ausgeschiedenen Stoffes nur andere Dichtigkeit haben als das Wasser; oder es könnten in ihr in Folge der Ausscheidung Bewegungen, Strömungen eintreten, welche den Nebenast treffen und seine Wachsthumsrichtung beeinflussen.

Mit den Gründen, welche für die eine und die andere Annahme sprechen, steht es wiederum ähnlich wie bei der oben discutirten andern Frage. Dass Ausscheidungen stattfinden, ist, wie oben gezeigt wurde, wahrscheinlich; direct sichtbar oder durch Reagentien nachweisbar ist von einem ausgeschiedenen Stoffe nichts. Dagegen stehen für die vorliegende Frage analoge Fälle zu Gebote, in welchen direct nachweisbar ist, dass in der Umgebung von Oogonien — und sonstigen Eizellen — in bestimmten Entwicklungsstadien Substanz abgeschieden wird, und dass die Bewegungsrichtung von Körpern, welche zu den Oogonien treten, durch jene Substanz bestimmt wird. Am nächsten liegt hier der Hinweis auf *Oedogonium*, wo beim Eintritt der

Befruchtungsreife an der Zutrittsstelle des Samenkörpers Gallertbildung direct wahrnehmbar ist, und wo man ferner sieht, wie der Samenkörper Form und Richtung seiner Bewegung ändert und gegen das Ei läuft, in dem Augenblicke, wo er dem hochgequollenen Gallertpfropf, welcher die Zutrittsstelle umgibt, auf eine bestimmte Entfernung — vielleicht bis zur directen Berührung — nahe gekommen ist. Die bekannten Bewegungen anderer Samenkörper, insonderheit auch jener der *Charen* und *Archegoniaten*,[1]) schliessen sich mutatis mutandis hier an. Dass es sich in allen diesen Fällen um freibewegliche Protoplasmakörper handelt, in den hier in Frage stehenden aber um wachsende Zweigenden, ist wohl richtig; es soll ja aber auch nur darauf hingewiesen werden, dass an Orten, wie die hier in Frage stehenden, in der That Ausscheidungen stattfinden können, welche auf die Bewegung bestimmter Körper auffallende Wirkungen ausüben. Die Fälle ferner, in welchen jene Bewegungen in bestimmter Richtung zu und durch vorhandene Gallerte gehen, sprechen für mechanische Wirkung. Nimmt man an, dass nichts weiter abgeschieden wird als die Gallerte, so muss diese natürlicher Weise das allein Wirkende sein. Doch ist nicht zu übersehen, dass die vorliegenden Beobachtungen nirgends die Möglichkeit ausschliessen, dass neben der Gallerte auch gelöste Abscheidungsproducte vorhanden sind.

Es hätte keinen Zweck, diese Auseinandersetzungen weiter auszuspinnen, bevor eingehendere Untersuchungen an geeigneten Objecten vorliegen. Es kam hier nur darauf an, eine annehmbare Vorstellung zu gewinnen für den ursächlichen Zusammenhang der hier in Frage stehenden Erscheinungen. Wird dieselbe acceptirt, so finden eine Menge analoger Processe des gegenseitigen »Sichaufsuchens« bestimmter Organe wenigstens eine theilweise Erklärung. Ich gehe auf dieselben nicht ausführlicher ein, als dass ich noch kurz hervorhebe, wie besonders zahlreiche Erscheinungen des Zueinanderwachsens von Pilzfäden, z. B. bei Sclerotienbildung, bei der Entwicklung der Hüllen von Sporenfrüchten, sich unverkennbar an die hier discutirten anschliessen. Endlich sei noch darauf aufmerksam gemacht, dass die oben besprochene Anziehung der Befruchtungsschläuche durch die Eier, insonderheit bei *Saprolegnia*, *Achlya* und Verwandten, unzweifelhaft ein hierher gehöriger Specialfall ist, auf welchen somit die vorstehende Discussion Anwendung zu finden hat.

15. Zur Systematik der Peronosporeen und Saprolegnieen.

Für die Systematik der in Vorstehendem behandelten Pilze ergibt sich aus den mitgetheilten Untersuchungen zunächst, wie schon gelegentlich angedeutet, eine schärfere und von der bisherigen abweichende Sonderung der Peronosporeen und Saprolegnieen. Erstere

---

[1]) Vgl. Strasburger, in Bot. Zeitung 1868, S. 825.

Gruppe umfasst *Pythium*, *Phytophtora*, *Peronospora* (mit *Basidiophora* Cornu und *Sclerospora* Schr.) und *Cystopus;* letztere *Achlya*, *Saprolegnia*, *Aphanomyces*, *Dictyuchus;* die übrigen bisher zu den Saprolegnieen gestellten Genera, mit Ausnahme der unten zu besprechenden *Monoblepharis*, bedürfen zu genauer Bestimmung ihrer Stellung nochmaliger Untersuchung.

Die Peronosporeen sind von den Saprolegnieen unterschieden:

1) durch die Entwicklung des — stets solitären — Eies innerhalb des abgeschiedenen Periplasma;

2) die (mittelst einer ins Ei übertretenden Gonoplasmamasse stattfindende) Befruchtung;

3) die nach ihrer definitiven Trennung von einander einmal beweglichen (monoplanentischen), mit 2 seitlichen Cilien versehenen Schwärmsporen, welche, nachdem sie zu Ruhe gekommen, direct, d. h. ohne vorherige Häutung keimen; oder aber, bei den pleuro- und akroblasten Peronosporen, durch den Mangel der Schwärmsporenbildung.

Bei den Saprolegnieen dagegen wird:

1) in dem Oogonium, aus dessen ganzem Protoplasma ein Ei, oder durch Theilung mehrere Eier, ohne Periplasma, gebildet;

2) die Befruchtungsschläuche bleiben geschlossen oder fehlen gänzlich. Uebertritt von Gonoplasma ist nicht zu erkennen;

3) die Schwärmsporen machen bei vollständiger Ausbildung nach ihrer definitiven Trennung zwei successive Entwicklungs-Stadien durch. In dem zweiten sind sie denen der Peronosporeen gleich, mit 2 seitlichen Cilien schwärmend und schliesslich keimend. Das erste beginnt mit ihrer Entstehung durch Theilung des Mutterzellprotoplasma und endigt damit, dass jede Zoospore sich mit einer Cellulosemembran umgibt, aus welcher sie nach einer Ruhezeit ausschlüpft, um ins zweite Stadium einzutreten. Die Form, in welcher das erste Stadium durchlaufen wird, ist nach den als Genera unterschiedenen Gruppen verschieden. Bei den einen (*Dictyuchus*) erfolgt die Bildung der Cellulosemembran und der Ruhezustand am Entstehungsorte in der Mutterzelle. Bei *Achlya* und *Aphanomyces* werden die Zoosporen ohne deutliche autonome Bewegung aus der Mutterzelle entleert und gehen, vor dieser gruppirt, sofort in den Ruhezustand ein. Sie sollen nach Cornu während des Austretens aus der Mutterzelle mit 2 terminalen Cilien versehen sein, eine Erscheinung, deren Vorkommen bei bestimmten Species ich nicht bestreiten will, bei *A. polyandra* und *prolifera* aber nicht finden konnte.

Bei *Saprolegnia* endlich sind sie diplanetisch, sie schwärmen zweimal, indem sie mit 2 terminalen Cilien beweglich aus der Mutterzelle aus-, dann nach kurzem Schwärmen in den Ruhezustand, und endlich, sich häutend, in das zweite Stadium eintreten.

Die auf die Zoosporen bezüglichen Unterschiede treten, wie hervorgehoben wurde, in dem Falle vollständiger Ausbildung auf. Es ist hiermit zugegeben, dass, wie bei Propagationserscheinungen niederer Pflanzen so häufig, Fälle unvollkommener Ausbildung vorkommen können, meist hervorgerufen durch Störungen der typischen Entwicklung, vielfach künstlich z. B. bei Cultur unter dem Deckglas zu provociren, je nach den Species leichter oder schwieriger. So die Unterdrückung der Schwärmsporenbildung überhaupt, das directe Auswachsen der typisch Schwärmsporen bildenden Zellen zu einem Keimschlauche, nicht nur bei *Phytophthora*, sondern auch bei *Pythium*, *Saprolegnia*. Alle untersuchten *Saprolegnia*-Formen sind, wenn sie ihre Ausbildung in vollständiger Gliederung durchlaufen, diplanetisch und die zweierlei successiven Formen, in welchen die Sporen schwärmen, sind gewiss eine sehr hervorragende Eigenthümlichkeit. Sowohl das zweite als auch das erste Schwärmstadium können aber auch ausbleiben. Die Spore kann direct zum Keimschlauch auswachsen, nachdem sie aus dem ersten Schwärmstadium zu Ruhe gekommen ist, wie Cornu und Pringsheim schon hervorheben; sie kann auch, wie längst bekannt, ohne überhaupt zum Schwärmen zu kommen, an ihrem Entstehungsorte direct keimen. Auch die *Dictyuchus*-Form der Sporangien tritt, wie Pringsheim hervorhebt, bei manchen *Achlya*-Arten ausnahmsweise als eine theilweise Hemmungsbildung der typischen Köpfchenbildung auf, womit aber nicht gesagt ist, dass sie nicht bei anderen Arten stets die Köpfchenbildung vertritt. — Das Vorkommen also von allen diesen Erscheinungen unvollkommener Ausbildung steht ausser Frage. Nicht minder aber auch dieses, dass durch dieselben die Bedeutung der vollkommensten Ausbildungsform für die Classification nicht beeinträchtigt werden kann, zumal jene in den meisten Fällen auch die thatsächlich häufigste ist. Man classificirt ja auch solche Phanerogamen nach ihren Blüthen und Früchten, welche gewöhnlich gar keine Blüthen oder Früchte ausbilden, sondern diese durch Bulbille und andere Organe unvollkommenerer Gliederung ersetzt haben.

Zu diesen morphologischen Unterschieden kommen andere, weniger wesentliche, aber um so mehr in die Augen fallende in Wuchs und Lebensweise.

Was letztere betrifft, so sind die Saprolegnieen Saprophyten, die Peronosporeen vorwiegend Parasiten und zwar endophytische; nur unter den Pythien kommen saprophytische Arten vor, und solche, welche sowohl als Saprophyten wie als Schmarotzer leben.

Der endophyten Lebensweise entsprechend, verbreitet sich bei den Peronosporeen der reich verästelte Thallus rhizomartig kriechend in dem Substrat. Im Innern und an der Oberfläche dieses kann er an beliebigen morphologischen Orten Fortpflanzungsorgane bilden (je nach Species auf besonderen Seitenzweigen, intercalar u. s. w.), sobald die nöthigen äusseren Bedingungen

dafür gegeben sind. Dasselbe gilt für solche Theile des Thallus, welche bei manchen wasserbewohnenden aus dem Substrat ins Freie treten können. Alle Verzweigungen des Thallus haben in diesen Beziehungen gleiche Eigenschaften ,mit Ausnahme etwa der Haustorienzweiglein Landpflanzen bewohnender Arten. Regel ist eine bestimmte Succession der beiderlei Fortpflanzungsorgane an einem Stocke, derart, dass zuerst nur ungeschlechtliche Sporangien oder Conidien, dann bei genügender Ernährung auch Sexualorgane auftreten. Doch kommt, zumal bei *Pythium*-Arten, auch der umgekehrte Fall vor.

Bei den Saprolegnieen, wenigstens den gewöhnlichen grösseren *Achlya*- und *Saprolegnia*-Arten, von denen zunächst die Rede sein soll, ist der Wuchs ein ganz anderer, wie Pringsheim schon in seiner ersten Arbeit gezeigt hat. Hier setzt sich, bei regelmässiger Entwicklung, die Spore dem Substrat aussen an und treibt einerseits einen von diesem ab ins Freie wachsenden, andererseits einen in das Substrat eindringenden Keimschlauch. Der erstere, extramatricale, wächst rasch in die Länge und Dicke, treibt zunächst nahe seiner Basis eine oft grosse Anzahl von Zweigen, welche ihm in den wesentlichen Eigenschaften gleich werden und welche sich je nach Species weiter verästeln können. Dieses extramatricale Zweigsystem stellt dann den bekannten, vom Substrat abstehenden Theil der Pflanze dar und bildet beiderlei Fortpflanzungsorgane.

Der andere, in das Substrat eingedrungene Schlauch treibt sofort in rasch wiederholter Folge reichliche dünne Verzweigungen, welche sich im Substrat als Wurzelhaare oder Rhizoiden verbreiten. Rhizoiden gleicher Eigenschaften entspringen dann von der Basis der dem Substrat nächststehenden extramatricalen Aeste und dringen in dieses ein. Die nebenstehende Figur stellt diese Erscheinungen an einem 24 Stunden alten, 1,5 Mm. hohen, aus einer Zoospore auf einer Mückenlarve erzogenen Pflänzchen von *Achlya prolifera* in fast schematischer Regelmässigkeit dar für die extramatricalen Verzweigungen und die in dem unversehrten Larvenkörper (dessen Oberfläche durch die Linie *a* angedeutet ist) von aussen sichtbaren Theile der eingedrungenen Rhizoiden. Gewöhnlich sind die Erscheinungen bei weitem weniger übersichtlich. Der Hauptstamm schwillt vielmehr dicht über der Aussenfläche des Substrats fast knollenförmig an, ebenso seine dicht büschelig bei einander stehenden basalen Verzweigungen; letztere erheben sich oft erst bogig vom Substrate, von diesem anliegendem, ein oder mehrere Rhizoiden treibendem Grunde aus. Auch der Hauptstamm kann ausser den ersten noch andere Rhizoiden an seiner



Basis treiben. Die Rhizoiden selbst können in den Chitinhüllen der Insectenkörper undurchdringliches Substrat finden und sich dann, kurz bleibend und selbst blasig anschwellend, nur dessen Aussenseite anpressen. Alle diese Erscheinungen können die basalen Verzweigungen selbst bei einer isolirt erwachsenen Pflanze schwer entwirrbar machen, und da sich gewöhnlich eine Mehrzahl Zoosporen nebeneinander dem Substrat ansetzen und keimen, so pflegt die Basis eines *Saprolegnia*-Rasens ein kaum zu entwirrendes Durcheinander von Verzweigungen der beschriebenen Art zu bilden. Unterschiede nach Species mögen auch hier vorkommen, konnten jedoch nicht festgestellt werden.

Die intramatrical verzweigten Rhizoiden nun sind, wenigstens der ganz herrschenden Regel nach, von dem intramatricalen Thallus der Peronosporeen dadurch verschieden, dass sie thatsächlich nur als Wurzelorgane functioniren und keine neuen extramatricalen und fruchtbaren Zweige treiben. Dass ihnen unter besonderen Verhältnissen die Fähigkeit hierzu nicht fehlt, soll nicht geleugnet werden, weil ja zumal bei diesen niederen Pflanzen eine absolut scharfe Organdifferenz nirgends zu erwarten ist, und weil umgekehrt von den extramatricalen Fäden selbst jedes abgeschnittene Stück fähig ist, Rhizoiden zu treiben und ein geeignetes Substrat zu besiedeln. Jedenfalls ist aber besagte Erscheinung ein Ausnahmefall; beobachtet habe ich dieselbe nicht. Säet man eine *Achlya* oder *Saprolegnia* auf das eine Ende eines Mehlwurms oder eines schmalen Streifens Muskelfleisch und sorgt dafür, dass sich an dem anderen Ende keine Zoosporen ansiedeln können, bringt aber das Ganze gleichmässig unter Wasser,[1]) so entwickelt sich der Pilz auf dem besäten Theil, auf dem abgesperrten tritt er aber, auch bei wochenlang fortgesetzter Cultur, nicht hervor. Die Rhizoiden dringen vielmehr nur bis etwa 2 Mm tief in das Substrat ein, verzweigen sich in diesem ungemein reich, anscheinend — ob wirklich habe ich nicht untersucht — oft gabelig, und zwar werden die Zweige höherer Ordnung äusserst dünn und zart. — Hat man einen gestreckten Körper an einem Ende besät und dann ganz, ohne Absperrung des andern, unter Wasser gebracht, so verbreitet sich der Pilzüberzug allerdings von dem besäten Ende aus allmählich über die Oberfläche. Das geschieht aber — abgesehen von der Ansiedelung neuer Sporen — dadurch, dass an den extramatricalen Fäden successive neue basale Zweige entstehen, deren Auftreten den ursprünglichen Rasen verbreitert, und welche ihrerseits neue Rhizoiden in das Substrat eintreiben.

---

[1]) Ich steckte Fleischpfropfe oder in einen kurzen dichten Wachspfropf eingesetzte Mehlwürmer in das Ende des kurzen Schenkels einer mit (oft erneuertem) Wasser gefüllten ungleichschenkeligen U-Röhre. Das aus dem kurzen Schenkel vorragende Stück des Substrats erhielt die Aussaat und wurde in ein wassererfülltes Gefäss gestellt. Der lange Schenkel ragte aus diesem hervor, das in ihm enthaltene Stück war durch die Röhre von Infection abgesperrt.

Bei *Saprolegnia asterophora*, *Aphanomyces* habe ich die Wuchsverhältnisse weniger genau untersucht, doch ist für die Annahme einer wesentlichen Verschiedenheit von den angegebenen kein Grund vorhanden. Die Wuchseigenthümlichkeiten von *A. spinosa* sind im 10. Abschnitt schon besprochen worden. Es sind bei dieser die extramatricalen Schläuche, welche geeignetes Substrat sofort umstricken und auf ihm fortwachsen.

Auf den extramatricalen Schläuchen entstehen dann die Zoosporangien und Sexualorgane, und zwar bei regelmässiger und vollständiger Ausbildung beiderlei Organe auf demselben Stock, bei den gewöhnlichen Formen in regelmässiger Succession derart, dass zuerst nur Zoosporangien auftreten, später auch oder ausschliesslich die Sexualorgane. Hiermit steht allerdings eine Angabe Pringsheim's im Widerspruch, welcher[1]) die Saprolegnieen für dimorphe Pflanzen hält, d. h. solche, die aus zweierlei Stöcken bestehen, geschlechtslosen (Zoosporen bildenden) und geschlechtlichen. Allerdings ist auch nach ihm die Dimorphie keine vollständige; es kommen Stöcke vor, welche beiderlei Organe zugleich besitzen. Aber normaler Weise sollen aus der Keimung der Oosporen neutrale, aus den Zoosporen dieser erst wieder geschlechtliche Generationen hervorgehen — beiderlei Formen sich mit einer gewissen Regelmässigkeit wechselsweise ablösen. Die Erscheinung, auf welche sich diese Ansicht gründet, ist die, dass, wie seit A. Braun[2]) und Pringsheim's erster Arbeit in den Leopoldinischen Abhandlungen bekannt, in einem Rasen der gewöhnlichen grösseren *Saprolegnia*- und *Achlya*-Formen zuerst nur zoosporangientragende Schläuche auftreten, später solche, welche entweder Sporangien und Sexualorgane oder letztere allein tragen. Pringsheim meint, dass diese zweiten Schläuche anderen Stöcken angehören als die ersten, und zwar solchen, die aus den von den ersten gebildeten, neben oder zwischen ihren Eltern auf dem Substrat gekeimten Zoosporen erwachsen sind. Mit der Wirklichkeit steht diese Meinung nicht im Einklang. Bei einem starken Rasen von *Achlya polyandra* oder *prolifera* kann man schon mit der Lupe sehen, dass die Sexualorgane vorwiegend von denselben Schläuchen, resp. deren Zweigen, gebildet werden, welche vorher Sporangien getragen haben. Für die grossen Saprolegnien, wie *S. monoica*, *Thureti*, *torulosa*, gilt ganz dasselbe. Es ist hier weniger grob evident wegen der andern Wuchsverhältnisse. Sieht man einen reich fertilen Rasen flüchtig mit dem Mikroskop an, wenn die Bildung von Oogonien im Gange ist, so scheinen diese allerdings oft von solchen Schläuchen zu entspringen, an denen Sporangien fehlen. Es findet sich aber leicht, dass es vorwiegend dieselben Schläuche sind, welche gestern oder vorgestern Sporangien getragen haben. Nach

[1]) Jahrb. XI. p. 28.

[2]) Verjüngung, p. 288.

der bekannten, ein- oder successiv mehrmaligen Zoosporenentleerung durchwachsen solche Schläuche in der ebenfalls bekannten Weise ihre terminalen leeren Sporangien, um nun keine Zoosporen mehr, sondern Sexualorgane zu bilden. Je kräftiger sie werden, um so vollständiger füllen sie die leeren Sporangienwände aus, um so mehr überragen sie diese, um so täuschender scheint es, als ob neue Schläuche an Stelle der gestrigen Sporangienbildner getreten wären. Es ist aber eine Täuschung. Allerdings sind bei genannten Pflanzen auch solche Schläuche keine Seltenheit, welche nur Sexualorgane oder nur Sporangien tragen. Es gelingt sehr oft, nachzuweisen, dass beide Zweige desselben Stockes sind.

Dass Stöcke vorkommen können, welche nur Sexualorgane bilden, soll hiermit nicht geleugnet werden, obgleich ich solche thatsächlich nicht beobachtet habe. Dass es andere der gleichen Species nur zur Zoosporenbildung und nicht zur Oogonienentwicklung bringen, ist sehr häufig zu finden und leicht absichtlich zu erreichen. Man braucht nur den Culturen ein sie ungenügend ernährendes Substrat zu geben, oder eine Species mit einer sie bedrängenden zweiten zusammenzubringen. In sehr heisser Sommerszeit beobachtet man oft das nämliche, sei es weil zu hohe Temperatur auf den Pilz direct, oder durch die Beschleunigung der Zersetzungsprocesse im Substrat oder der mit diesen einhergehenden Bacterientwicklung indirect ungünstig einwirkt. Ich habe einmal, in heissen Augusttagen, die im Arbeitszimmer beharrlich ausbleibende Oosporenbildung der *S. torulosa* sofort erzielt dadurch, dass ich die Culturen in den Keller stellen liess.

Auch Thiere können, wie schon Cornu gelegentlich andeutet, der Entwicklung von *Saprolegnia* hinderlich werden. Im Hochsommer 1880 gerieth mir in Culturen von *S. monoica* eine *Colpoda* oder verwandte Infusorienform, welche sich gewaltig vermehrte und den Schläuchen der Pflanze in Menge, wie saugend, ansetzte, derart dass die ovalen Thierleiber oft wie Trauben die Schlauchenden bedeckten. Letztere wurden dabei zwar stark protoplasmareich, aber aufs mannichfachste unregelmässig gekrümmt. Sie bildeten zwar noch Zoosporangien, aber die vorher regelmässige Oosporenbildung hörte absolut auf. Nachdem dieser Zustand einige Wochen, bei wiederholten Generationen, gedauert hatte, wurden die Thiere von einer folgenden, mit dem Mikroskop controlirten Aussaat ausgeschlossen und diese in ein reines Gefäss mit Wasser gebracht. Schon bei der aus dieser erwachsenen Generation und allen folgenden trat wiederum normale Oosporenbildung ein.

Alle diese Thatsachen zeigen nur, dass sich die in Rede stehenden Gewächse wie alle übrigen bei ungünstigen Vegetationsbedingungen unvollständig ausbilden. Ein vollkommen ausgebildeter Stock aber trägt beiderlei Organe und ein auf innere specifische Ursachen

gegründetes regelmässiges oder unregelmässiges Alterniren differenter Generationen findet nicht statt.

Auch die bei der Keimung der Oosporen beobachteten Erscheinungen stehen hiermit nicht, wie auf den ersten Blick scheinen könnte, im Widerspruch. Es mag ja allerdings manchen Arten als specifische Eigenthümlichkeit eigen sein, dass sie, wie *Phytophthora omnivora* (p. 295), aus der keimenden Oospore immer nur kleine Pflänzchen mit Zoosporangien entwickeln. Gerade bei den gewöhnlichen grossen Formen liegt die Sache aber anders. Findet die Keimung in relativ reinem, Nährstoff für den Pilz nicht oder nur in minimaler Menge enthaltendem Wasser statt, so entwickelt sich allerdings, wie oben p. 294 unter 1) und 2) beschrieben wurde, meist nur ein minimales Pflänzchen, dessen Protoplasma für die Bildung von Zoosporen vollständig verbraucht wird. Keimen dann diese Zoosporen auf geeignetem Substrat, so erwachsen aus ihnen die schliesslich Oogonien tragenden Stöcke. Finden dagegen die von den Oosporen getriebenen Keimschläuche sofort genügende Ernährung, so wachsen sie direct zu ganz typischen, starken Stöcken aus, welche erst Zoosporen und nachher Sexualorgane bilden. So habe ich die Sache wenigstens bei *S. monoica* und *A. polyandra* beobachtet, und zwar, was ich besonders hervorheben möchte, bei letzterer in einer Objectträgercultur die Ausbildung des Oosporenkeimschlauches zur wiederum oosporentragenden Pflanze (auf einer kleinen Mückenlarve) direct verfolgen können. Man darf wohl annehmen, dass viele, vielleicht die meisten Oosporen im natürlichen Verlauf der Dinge jene kleinen Zoosporangienpflänzchen entwickeln, aus deren freibeweglichen Producten dann erst, nachdem sie geeignetes Substrat gefunden haben, die sexuellen Stöcke werden. Für diesen Fall sind allerdings in dem Entwicklungsgang der Species zwei verschieden gestaltete und wechselsweise aus einander hervorgehende Formen vorhanden. Das wechselsweise Auftreten dieser gehört aber, wie das Mitgetheilte zeigt, nicht zu den erblich fixirten Eigenheiten der Species. Es kommt zu Stande durch die Wirkungen von äusseren, von Gelegenheitsursachen, und wenn diese durch andere ersetzt werden, hört der dimorphe Wechsel auf.

Ich habe bisher nur von den gewöhnlichen grossen Saprolegnieen-Formen geredet, weil von ihnen die Pringsheim'schen Behauptungen ausgehen. Bei anderen Formen, wie *Saprolegnia asterophora* und *Achlya spinosa*, überzeugt man sich an gut entwickelten Exemplaren auf den ersten Blick von dem gleichen Sachverhalt. Letztgenannte Art zeigt sogar, wie oben beschrieben wurde, in dem Auftreten der Zoosporangien und Oogonien an einem Stocke gar keine regelmässige Succession; jene können mit den Oogonien gleichzeitig auftreten, oder später als diese, oder fast ganz fehlen. — Für *Aphanomyces* ein anderes Verhalten anzunehmen, liegt

wenigstens nicht der geringste Grund vor; genauere Untersuchungen über die Wuchsverhältnisse dieser Gattung habe ich nicht angestellt. Was die Oosporenkeimlinge betrifft, so verhält sich *Saprolegnia asterophora* wie ihre grossen Gattungsgenossen. Bei *Achlya spinosa* konnte ich nur Keimschläuche, ohne Zoosporangienbildung, finden. Bei *Aphanomyces*-Arten führten meine früheren Untersuchungen[1]) zu demselben Resultat. Hiernach fiele bei letztgenannten Pflanzen auch die gelegentliche Dimorphie ganz fort; doch mögen spätere Untersuchungen vielleicht noch Zoosporangienbildung an Keimpflänzchen kennen lehren. —

Die Genera, in welche sich innerhalb der Peronosporeen- und der Saprolegnieen-Abtheilung die einzelnen Formen gruppiren, sind seit lange in zweckmässiger Weise besonders auf die Differenzen in der Entwicklung der geschlechtslosen Propagationsorgane gegründet, sie bedürfen hier keiner ausführlichen Besprechung, die Discussion einzelner wohl vorhandener Controversen liegt der Aufgabe dieser Arbeit fern.

Noch weniger soll in extenso eingegangen werden auf eine Discussion der einzelnen Species. Ein unbefangener Blick auf das vorhandene Material und die Literatur zeigt, dass es hier mit den Species steht wie überall: es gibt scharf definirte, minder variable Arten, andere, welche in hohem Maasse variiren, und Formen, deren Specieswerth aus inneren und äusseren (d. h. in dem Maasse unserer Kenntnisse gelegenen) Gründen zweifelhaft ist.

Nur für eine Gruppe, nämlich für die Gattungen *Achlya* und besonders *Saprolegnia* muss hier der Specieswerth bestimmter Formen näher untersucht werden, weil über denselben die Meinungen weit auseinander gehen und weil es für die nachstehend zu begründenden Anschauungen wichtig ist, sich über dieselben klar zu werden.

In beiden Genera gibt es einerseits scharf unterschiedene, mit anderen bekannten durch Uebergangsformen nicht verbundene Arten, wie *A. spinosa*, *S. asterophora*. Andererseits kennt man Formen, welche zwar im Grossen unterscheidbar, aber einander doch so ähnlich sind, dass nicht immer von jedem einzelnen in einem Rasen befindlichen Exemplar mit voller Sicherheit nach Merkmalen ausgesagt werden kann, welcher von zwei in Frage stehenden Formen es zuzuzählen ist. Die Unterschiede zwischen den einzelnen können in allen Erscheinungen des Baues und der Gliederung liegen; die hervorragendste Stelle unter ihnen nehmen Beschaffenheit, Vorhandensein oder Mangel von Nebenästen und Antheridien ein.

Formen dieser Art sind die von Pringsheim neuerdings unter dem Collectivnamen der *Achlya polyandra* und der *Saprolegnia ferax* zusammengefassten; auch unsere oben als *A. polyandra*

---

[1]) Jahrb. f. wiss. Bot. II. l. c.

und *A. prolifera* beschriebenen. Der Specieswerth solcher Formen hat nun verschiedene Beurtheilung erfahren. Die alten Namen *Saprolegnia monoica* für mit Nebenästen versehene, *S. dioica* für Formen ohne Nebenäste aus der *Ferax*-Gruppe erinnern daran, dass manchen seit lange Specieswerth zuerkannt ist; und Cornu scheint in seiner Monographie solche reichlichere Speciestrennung beizubehalten, soweit sich das aus der bisher allein publicirten Einleitung beurtheilen lässt. Pringsheim dagegen zieht in seiner Arbeit von 1873 von den früheren Species alle diejenigen in eine zusammen, deren Unterschiede vorwiegend in dem Fehlen oder Dasein von Nebenästen gelegen sind, und dehnt dies Verfahren wohl auch noch weiter aus. So fasst er als *Sapr. ferax* zusammen alle beschriebenen Saprolegnien mit polysporischen und »durchlöcherten« Oogonien. Sein Name *A. polyandra* soll, wie schon erwähnt, eine ähnliche Formenreihe wie seine *S. ferax* bezeichnen.

Pringsheim gründet seine Anschauungen wohl auf die Meinung, dass die verschiedenen Formen jeder seiner Collectivspecies wechselsweise in einander übergeführt werden können. Das ist wenigstens zwischen den Zeilen zu lesen. Als Resultat der directen Beobachtung wird nur dieses angegeben: Es werden, bei länger fortgesetzten Culturversuchen, »die auseinander erzeugten Generationen sowohl der *S. ferax* als der *A. polyandra* kleiner, und zugleich reducirt sich in den aufeinanderfolgenden Generationen die Zahl der männlichen Aeste fortschreitend; und so gehen die an Nebenästen reichen monöcischen Formen . . . nach und nach in gemischte und rein weibliche Formen über.« Die Formen ohne Nebenäste und Antheridien wenigstens wären hiernach als herabgekommene Abkömmlinge nebenastführender zu betrachten. Für andere, morphologisch ausgezeichnetere Formen, wie besonders für die merkwürdige *S. ferax hypogyna* Pr. bleibt ein solcher directester genetischer Zusammenhang mit den anderen allerdings unerwiesen.

Die unzweifelhafte Thatsache, dass manche Arten, wie *S. asterophora*, *A. spinosa*, *Aphanomyces scaber*, denen sich nach Pringsheim's Angaben *A. racemosa* anschliessen wird, an denselben Exemplaren Oosporen sowohl mit als ohne Nebenastantheridien reifen, spricht von vornherein zu Gunsten von Pringsheim's Anschauung. In der Absicht, zunächst den Ursachen des Herabkommens bei Culturversuchen näher zu kommen, suchte ich Pringsheim's Beobachtungen zu wiederholen, bin aber zu entgegengesetzten Resultaten gelangt. Seit mehr als 2 Jahren cultivire ich planmässig die im 7. Abschnitt erwähnten drei zu Pringsheim's *S. ferax* gehörigen Formen. Zwei Jahre sind ja für solche Beobachtungen ein kurzer Zeitraum, aber innerhalb desselben blieben sich die beobachteten Erscheinungen durch alle successiven Generationen gleich, so wie sie nachstehend mitgetheilt werden sollen.

Die erste der drei Formen, welche von mir *S. monoica* genannt wurde, entspricht genau der mit diesem Namen von Pringsheim früher bezeichneten. Sie hat alle Charaktere der unter gleichem Namen oft beschriebenen Pflanze, ist in Gestalt, Stellung, Grösse, Eizahl der Oogonien sehr variabel, unter günstiger Ernährung an Oogonien sehr productiv, und zeigte während der ganzen Beobachtungszeit, auch an den noch so mager gehaltenen Objectträgerculturen und an Exemplaren, welche im dunkeln Raume durch successive Generationen erzogen wurden, nie ein Oogon ohne Nebenast, Antheridium und Befruchtungsschlauch. (Vgl. Taf. V, 11—19, VI, 1.)

Die zweite Form, welche ich, nach der Uebereinstimmung ihrer gewöhnlichen Oogonien mit Thuret's schöner und genauer Abbildung vom Jahre 1850,[1]) *S. Thureti* nannte, ist von der ersten dadurch am meisten verschieden, dass sie fast nie einen Nebenast noch ein Antheridium bildet. Ich sage fast niemals, denn hie und da kommen, dicht neben antheridienfreien Oogonien, einzelne vor, an welche sich ein benachbart entspringender Nebenast mit Antheridium anlegt. Ob letzteres auch Befruchtungsschläuche bildet, wurde nicht ermittelt. *S. Thureti* hat ausserdem gewöhnlich theils auf Hauptästen terminal, theils an diesen racemös geordnete, von weniger krummen Stielen als in der Regel bei *S. monoica* getragene Oogonien und diese sind vielfach von denen der nächstverwandten Formen ausgezeichnet durch mehr kugelige Gestalt, besonders reiche Tüpfelung der Wand, sehr beträchtliche Grösse und, hiermit in Zusammenhang, Oosporenzahl. Letztere steigt in einem Oogon oft auf 40 und mehr. Alle diese Differenzen sind aber unbeständig; es können auch kleine, schmale (V, 8) Oogonien, solche mit nur einem Ei vorkommen u. s. w.

Die dritte Form wurde *S. torulosa* genannt (vgl. VI, 1—17). Die Pflanze entwickelt sich in derselben Form wie gewöhnlich *S. monoica* bis zur Bildung der ersten Zoosporangien. Auch diese sind von denen der *S. monoica* in Nichts verschieden, cylindrisch-schlank; sie werden gleich letzteren nach ihrer Entleerung durchwachsen. Dann aber findet in den Thallusschläuchen, sowohl jenen, welche die primären Sporangien trugen, als auch anderen daneben befindlichen, Querwandbildung statt, durch welche sie in eine Reihe gewöhnlich ungleich grosser, ungleich und sehr unregelmässig gestalteter, im allgemeinen keulen- oder tonnenförmiger, aber auch schmal-cylindrischer oder ganz unregelmässig ausgebuchteter Zellen gegliedert werden. Die Querwände entstehen successive in basipetaler Folge, die Keulen- oder Tonnenanschwellung eines Gliedes geschieht, unter reichlicher Protoplasmaeinwanderung, vor seiner Abgrenzung

[1]) Ann. Sc. nat., 3. Sér., Tom. XIV. Pl. 22.

durch die basiskope Querwand. Dass eine solche Reihe auch ästig sein kann, braucht kaum ausdrücklich gesagt zu werden. Ihre Gliederzahl beträgt, nach Einzelfällen, zwei bis über ein Dutzend. Die protoplasmareichen Zellen nun, aus welchen hiernach ein Thalluszweig aufgebaut ist, werden theils Oogonien, theils Zoosporangien, theils zu Ruhezellen, d. h. solchen, welche längere Zeit unverändert bleiben, um später, unter günstigen Bedingungen, zu neuen Schläuchen auszuwachsen oder nachträglich Zoosporen zu bilden. Die Anordnung dieser drei Arten von Zellen in einer Reihe ist ganz regellos. Es können nur gleichnamige in einer Reihe vorhanden sein, oder ungleichnamige in der verschiedensten Distribution mit einander abwechseln. Die Figuren 12, 15 und 16 geben einige wenige Beispiele hierfür. Nicht minder wechselt nach den Einzelfällen das Vorherrschen der drei Zellarten in einem Rasen; manche enthalten nur wenige Oogonien zwischen Zoosporangien und Ruhezellen; andere zeigen das umgekehrte Verhalten oder mehr gleichmässige Mischung.

Die Zoosporangien und Ruhezellen der Reihen sind etwas dickwandiger als die schlanken Erstlingssporangien. Erstere treiben zur Entleerung der Sporen einen cylindrischen Fortsatz, welcher bei den intercalar gestellten seitlich neben der akroskopen Querwand entspringt, und, von den inneren Membranschichten bekleidet, die äusseren durchbohrt. — Die Oogonien zeigen alle für die *Ferax*-Gruppe oben beschriebenen Eigenschaften (vgl. Fig. 11—16). Ihre Membran ist meist arm an Tüpfeln, öfters von solchen ganz frei. Die Zahl der Eier schwankt zwischen eins und hohen Ziffern. Nebenäste sind in der Regel nicht vorhanden, doch trifft man sie in manchen Rasen an einzelnen Oogonien, höchstens jedem tausendsten. Sie entspringen meist einzeln dicht unter dem Oogon, welchem ihr Antheridienende sich anlegt, doch fand ich auch (vgl. Fig. 15) solche diclinen Ursprungs. Ihre Antheridien trieben an einer Anzahl genau darauf untersuchter Exemplare keine Befruchtungsschläuche, oder jene rudimentären, welche, wie oben beschrieben, kurz blieben, ohne mit einem Ei in Berührung zu treten. An den antheridienreichen Exemplaren der Fig. 15 wurden jedoch auch zahlreiche zwischen die Eier getretene Befruchtungsschläuche beobachtet.

Nach den beschriebenen Eigenschaften sind die drei Formen in jedem vollständig entwickelten Rasen stets auf den ersten Blick von einander zu unterscheiden. Man wird aber aus der Beschreibung bemerkt haben, dass von den angegebenen Unterschieden keiner ganz constant allen jedesmaligen gleichnamigen Organen zukommt. Die Formen *Thureti* und *torulosa* haben hie und da die antheridiumführenden Oogonien der *monoica*. Es ist bekannt, dass bei dieser öfters zwei oder drei (allerdings auch mit Antheridien versehene) Oogonien hintereinander gereiht vorkommen können, und an älteren Exemplaren auch reihenweise hintereinanderstehende

Zoosporangien und Ruhezellen — Pringsheim's Reihen und Dauersporangien — dass also solche Exemplare Charaktere der *torulosa* haben; und für die *Thureti* gilt das Gleiche. Jede der drei Formen zeigt daher hie und da Uebergänge zu den beiden anderen. Man kann daher keine als so scharf definirte Species, wie die *S. asterophora*, unterscheiden, wohl aber jede als innerhalb der bisherigen Beobachtungszeit erblich constante Form, welche ihre Haupteigenthümlichkeiten in allen successiven Generationen unverändert wiederholt, ihre nahe Zusammengehörigkeit mit den anderen aber durch ebenfalls sich immer wiederholende einzelne Intermediärformen erkennen lässt. Will man sie hiernach nicht drei gesonderte Species nennen, sondern drei erblich constante Racen einer Species, so ändert das nur die Form des Ausdrucks und nicht die Sache. Man hat nach den vorliegenden Thatsachen gewiss allen Grund, eine gemeinsame Herkunft der drei Racen anzunehmen; und da die Uebergangsformen der *Thureti* und *torulosa* immer nach der *monoica* hin convergiren, kann man jene beiden von letzerer ableiten, und zwar alsdann selbstverständlich als in ihrer Gliederung reducirte Abkömmlinge. Wann aber ihre Abzweigung von der Stammform stattgefunden hat, bleibt ungewiss; sie können so alt sein wie die ältesten scharf unterschiedenen Species. Denn eine successive Reduction und Abänderung in den fortgesetzten Culturen, eine mit den successiven Generationen eintretende Ueberführung der einen Form in die andere, etwa der *monoica* in die antheridienlosen Formen, trat bis jetzt nicht ein, nicht einmal ein Kleinerwerden, wie die durch die besonders grossen Oogonien ausgezeichnete *Thureti* anschaulich zeigt. Dieselbe Constanz der Form habe ich auch nicht nur in den über zwei Jahre fortgesetzten Culturen der öfters erwähnten *S. asterophora* gefunden, sondern auch in allerdings erst ein Jahr lang dauernder Cultur bei *Achlya prolifera*. Für meine *A. polyandra* gilt das Gleiche, doch kann ich hier erst von achtmonatlicher Erfahrung reden.

Es fragt sich nun, worin der Grund des Widerspruchs zwischen Pringsheim's und meinen Beobachtungen gefunden werden kann. Ist meine Beobachtungszeit zu kurz? Ich weiss es nicht, denn Pringsheim gibt über die Dauer der seinigen nichts an. Aus meiner Beobachtungszeit ist mir aber eine Quelle von Irrthümern bei Unterscheidung von Saprolegnieenarten bekannt, welche unsere Differenz erklären dürfte, nämlich das häufige gesellige Vorkommen verschiedener, einander ähnlicher Species und die dabei oft in einer Cultur eintretende Verdrängung der einen durch eine andere.

Von der ersteren Thatsache überzeugt man sich leicht, wenn man zur Gewinnung einer Saprolegnieencultur geeignete Körper, also todte Insecten, in Algen enthaltendes Wasser bringt oder im Freien gefundene Saprolegnieen-Ansiedelungen untersucht. Da ist *monoica* und ihre

nächsten Verwandten am häufigsten, oft allein vorhanden; sind andere Arten da, so ist eine der genannten gewöhnlich auch dabei, kurz man erhält selten eine andere Form als eine aus der *Ferax*-Gruppe von Anfang an ganz unvermischt. Ist mehr als eine Form vorhanden, so kann man sich ferner leicht davon überzeugen, wie sie sich gegenseitig verdrängen, die eine vorwiegend das Substrat occupirt. Das kann fortgehen bis zum völligen Verschwinden der andern aus der Cultur; gewöhnlich aber bleibt auch die benachtheiligte Form erhalten, um dann zeitweise wieder reichlicher aufzutreten oder auch das ursprüngliche Verdrängungsverhältniss später umzukehren. Es ist nun aber selbstverständlich, übrigens schon von Cornu scharf betont worden, dass um eine Species oder Race in ihren Charakteren genau kennen und unterscheiden zu lernen, sorgfältige Trennung derselben von anderen ähnlichen und nachherige sorgfältig reingehaltene Cultur durch wiederholte Generationen nothwendig ist. Denn die grösseren Formen der Gattungen *Saprolegnia* und *Achlya* sind einander vielfach so ähnlich, dass eine Confusion unvermeidlich wird, wenn sie gesellig durcheinander wachsen. Zum Belege hierfür sei eine (aus der Untersuchungsreihe, über welche hier berichtet wird, nicht aus älteren datirende) Erfahrung mit *A. prolifera* angeführt, für deren Oogonien ich lange Zeit die der *S. Thureti* hielt, welche auf Aesten ohne deutliche Zoosporangien mit den sporangientragenden der *Achlya* zusammenzustehen pflegten. Die Geschichte der *A. prolifera*, welche als »diöcisch« beschrieben zu werden pflegt, macht es wahrscheinlich, dass Andere demselben Irrthum verfallen sind, welcher sich mir durch fortgesetzte Untersuchung aufklärte. Die Trennung der einmal gesellig wachsenden Arten ist oft recht schwer, viel schwerer als bei so gross werdenden Pflanzen auf den ersten Blick einleuchtet, denn neben den grossen Exemplaren stehen oft ganz kleine, deren jedes nichtsdestoweniger ein paar Dutzend Zoosporen producirt, die Zoosporen selbst, einmal aus dem Sporangium entlassen, sind gar nicht mehr sicher controlirbar; wenn ein einzelnes Sporangium der gewünschten Form unter dem Mikroskop isolirt wird und die Isolirung auch gelingt, so können diesem im Ruhezustand befindliche Zoosporen der auszuschliessenden Art ungesehen anhängen und nachher zur Weiterentwicklung gelangen u. s. w. Kurz, eine vollständige Trennung der Formen kann oft wochenlange Arbeit erfordern. Doch gelingt sie schliesslich, wie vielfache Erfahrung lehrt. Schon leichter ist es, nebeneinander befindliche Culturen rein zu erhalten, weil ja die in Rede stehenden Gewächse streng an das Wasser gebunden sind und ihre Keime nicht spontan, d. h. ohne Zuthun des Beobachters von einem Gefäss in das andere kommen können. Jedoch muss hier gerade der Beobachter auch sehr vorsichtig auf Reinhaltung der Instrumente achten, wenn er die Culturen successive untersucht.

Culturen, die nach den angedeuteten Gesichtspunkten speciesrein gehalten wurden, sind es, welche mir die mitgetheilten und mit den von Cornu kurz angegebenen übereinstimmenden Resultate ergeben haben. Pringsheim's entgegengesetzte erklären sich, wie ich glaube, aus nicht mit der gehörigen Sorgfalt speciesrein gehaltenen Culturen einander ähnlicher Arten, in welchen Culturen theils mehrere Arten gemengt gewesen, theils eine durch eine andere verdrängt worden sein mögen.

Belege für diese Vermuthung sind, wie mir scheint, in Pringsheim's letzter Arbeit selbst enthalten. Es wird dort *Achlya polyandra* als Beispiel für die Structurform der reifen Oosporen angeführt, welche für die oben beschriebenen Saprolegnien charakteristisch, von jener der obigen Achlyen aber sehr verschieden ist. Dass unsere *A. polyandra* mit der Pringsheim'schen identisch sei, kann nun allerdings nicht bestimmt behauptet werden; ebensowenig, dass es nicht *Achlya*-Arten geben mag, bei denen der Bau der Oosporen dem für Saprolegnien beschriebenen ähnlicher ist, als der unserer *A. prolifera* und *polyandra.* Auf der anderen Seite aber sind die beiden letzteren so vorwiegend häufig, dass sie in einer ausgedehnten Untersuchungsreihe wie der Pringsheim'schen schwerlich gefehlt haben. Nichtsdestoweniger fehlt bei Pringsheim jede Erwähnung des eigenartigen Oosporenbaues derselben. Das dürfte anzeigen, dass eine gehörig scharfe Unterscheidung der Formen hier nicht stattgefunden hat. Bei solchen, die einander wirklich so ähnlich sind, wie *S. monoica*, *Thureti*, *torulosa* u. s. f., wird dieselbe dann noch weniger stattgefunden haben. Ohne die Unterscheidung der Formen aber kann an eine Reinhaltung ihrer Culturen natürlich nicht gedacht werden.

In Pringsheim's widersprechenden Angaben ist sonach ein stichhaltiger Einwand gegen die mitgetheilten Resultate nicht enthalten. Fassen wir diese nochmals kurz zusammen, so setzen sich auch die Gattungen *Achlya* und *Saprolegnia,* wie so viele andere im Pflanzenreich, zusammen aus erblich constanten Species, von denen die einen scharf differenzirt, die anderen durch Uebergangsformen mit einander verbunden sind, welche ihre Abstammung von einander oder von gemeinsamer Stammform deutlich erkennen lassen. Will man letztere Arten lieber Racen als Species nennen, so ist, wie schon gesagt, dagegen nichts einzuwenden. In Beziehung auf das Vorkommen der Nebenäste und Antheridien zeigen die einzelnen Arten und Racen Verschiedenheiten. Bei den einen fehlen diese Organe nie: z. B. unserer *Sapr. monoica*, *Achlya prolifera*, *A. polyandra;* bei anderen sind sie an den meisten Oogonien vorhanden, fehlen aber an einzelnen dieser, z. B. *S. asterophora*, *A. spinosa* (auch *Aphanomyces scaber*); bei einer dritten Kategorie ist ihr Vorhandensein seltene Ausnahme, ihr Fehlen ganz vorherrschende Regel: *S. torulosa, Thureti.*

16. Grundlagen eines natürlichen Systems der Pilze.

Vorstehend erörterte Morphologica und ihre Consequenzen für die Systematik der Peronosporeen und Saprolegnieen selbst mussten eingehend festgestellt werden, um eine sichere Grundlage zu erhalten für die Lösung der Frage, durch welche die ganze Untersuchung veranlasst wurde, der Frage nämlich, was von genannten Phycomyceten zu lernen ist für die Systematik der Pilze und der Thallophyten überhaupt. Denn es sind für diese allerdings seither viele Nutzanwendungen von Angaben über Phycomyceten gemacht worden; dieselben mussten aber von zweifelhaftem Werthe bleiben, so lange über jene Gewächse selbst das Durcheinander der Controversen bestand.

Zuvörderst fragt sich jetzt, ob überhaupt der Entwicklungsgang der in Rede stehenden Phycomyceten in seinem gesammten Rhythmus und in allen seinen einzelnen Abschnitten mit demjenigen anderer Gewächse so viel Uebereinstimmung zeigt, um eine nähere Verwandtschaft mit diesen erkennen zu lassen. Ziehen wir zunächst die Peronosporeen allein in die Vergleichung. Die gesuchte Uebereinstimmung des Gesammt-Rhythmus wird für sie ohne weiteres bejaht werden, denn derselbe ist bei ihnen der gleiche, wie bei den oosporenbildenden Chlorophyllalgen.

Aus der keimenden Spore wird ein Thallus, dessen Entwicklung bei vollständiger Ausbildung mit der Bildung von Oosporen abschliesst, vorher ungeschlechtliche Propagationsorgane (Conidien, Zoosporen etc.) bilden kann und meistens, aber nicht immer, bildet. Aus der keimenden Oospore entwickelt sich entweder direct ein neuer Thallus oder zuerst Conidien (resp. Zoosporen). In dem Aufbau der einzelnen Entwicklungsabschnitte finden allerdings grosse Verschiedenheiten zwischen den Peronosporeen und den bekannten Chlorophyllalgen statt, doch fehlt es nicht an Formen, welche in verschiedenem Sinne eine Annäherung vermitteln. Für den Bau des Thallus bedarf dieses kaum ausführlicherer Auseinandersetzung, wenn an *Vaucheria*, *Coleochaete*, *Monoblepharis* und D. Cunningham's[1]) *Mycoidea* erinnert wird; der Chlorophyllmangel steht, wie sichere anderweite Erfahrungen lehren, der morphologischen Annäherung nicht im Wege. Hervorzuheben ist noch die Thatsache der häufig, wenn auch nie regelmässig auftretenden Gliederung durch Querwände, welche der Thallus zumal bei *Pythium* und *Phytophthora* zeigt und auf welche ich früher wohl zu wenig Gewicht gelegt habe. Die Differenzen in der Zoosporenbildung und in der Keimung der Oosporen stehen einer engen morphologischen Annäherung gewiss nicht im Wege. Am auffallendsten ist die Differenz in der Entwicklung der Sexualorgane: gegenüber den charakteristischen

[1]) Transactions of the Linn. Soc. London, Ser. 2, Vol. I.

Erscheinungen der Ei- und Periplasmasonderung und des Eintritts des ungeformten Gonoplasmas durch den Befruchtungsschlauch bei den Peronosporeen, die frei zugänglichen Eier und charakteristisch gestalteten beweglichen Samenkörper der meisten in Vergleich zu ziehenden chlorophyllhaltigen Formen und auch der chlorophyllfreien *Monoblepharis.* Doch stehen auch hier die Differenzen nicht unvermittelt einander gegenüber. Ausstossungen kleiner Protoplasma-Portionen, welche sich der Periplasmabildung direct vergleichen lassen, sind von Pringsheim längst beschrieben worden bei der Eibildung von *Oedogonium* und *Vaucheria;* bei der Bildung der Samenkörper von *Vaucheria* wird ein grosser Theil des ursprünglichen Protoplasmagemenges des Antheridiums unverbraucht ausgestossen; weiterer Umblick zeigt solche Ausstossungen überhaupt als eine sehr allgemeine Erscheinung bei der Bildung von Sexualzellen. Bei *Pythium* und *Phytophthora* entspricht die Sonderung des Periplasma jenen Ausstossungen bei *Vaucheria* u. s. w. vollständig nach der geringen Quantität und seinem Zugrundegehen ohne eine bestimmte Organisation. Dadurch dass es bei Peronosporen reichlicher vorhanden ist und zur Bildung einer Hülle (Exospor) um das befruchtete Ei verwendet wird, ist an der Vergleichung nichts geändert, sondern nur ein interessantes Beispiel dafür geliefert, dass auf gleiche Art und an gleichem Orte entstandene Entwicklungsproducte je nach den Species verschiedenen physiologischen Leistungen dienen und hiernach verschiedene Specialeigenschaften annehmen können.

Es bleiben somit als allgemeine Differenzen von den in Frage kommenden Chlorophyllalgen noch das Nichtaustreten des Periplasma aus dem Oogon, die Nichtformung des Gonoplasma zum autonom beweglichen Samenkörper und der Befruchtungsschlauch — Erscheinungen, welche in nächstem Zusammenhange unter einander und mit der typisch endophyten Lebensweise der Peronosporeen stehen. Man kann sie kurz Anpassungserscheinungen an diese Lebensweise nennen, bei welcher ein Eintreten frei werdender beweglicher Spermatien in ein frei geöffnetes Oogon thatsächlich schwer oder unmöglich wäre, die freie Oeffnung dieses und die beweglichen Spermatien daher nicht zur Ausbildung kommen und durch den Befruchtungsschlauch ersetzt werden. Cunningham's leider gerade in diesem Punkte nicht vollständigen Beobachtungen an seiner *Mycoidea* machen es wenigstens wahrscheinlich, dass auch bei dieser chlorophyllhaltigen Pflanze, im Zusammenhange mit der endophytischen Ausbildung der Sexualorgane, an diesen ähnliche Differenzen von jenen der frei lebenden Nächstverwandten (*Coleochaete* u. a.) wie die für die Peronosporeen hervorgehobenen eintreten.

Nach diesen Betrachtungen, welche sich leicht mit demselben Resultate noch in weitere Einzelheiten verfolgen liessen, bleibt an der zumal durch *Pythium* vermittelten nahen

Verwandtschaft der Peronosporeen mit den oosporenbildenden Chlorosporeen wohl kein Zweifel. —

Sieht man sich nach anderen Verwandtschaftsbeziehungen der Peronosporeen um, so brauchen die zu den Saprolegnieen hier, nach den obigen Darstellungen, zunächst nicht ausführlich explicirt zu werden. Auch die zu den Zygomyceten bestehenden sind wohl allgemein anerkannt. Nicht minder finden sich nahe Anknüpfungen an die Chytridieen. Auf diese drei Gruppen soll unten zurückgekommen werden. Hier sehen wir zunächst von ihnen ganz ab und fragen nach ferneren an die Peronosporeen etwa anzuschliessenden Formen. Unter den bekannten Gewächsen sind dies unstreitig die einfacheren Erysipheen, welche ich[1]) in der Gattung *Podosphaera* zusammengefasst habe. Und zwar kann von diesen ausgesagt werden, dass sie nicht etwa von überhaupt fernstehenden den Peronosporeen noch am nächsten kommen, sondern dass sie mit letzteren ihrer ganzen Entwicklung nach wirklich sehr nahe Uebereinstimmung zeigen. Der ganze Entwicklungsrhythmus ist in beiden Abtheilungen der gleiche, wie wohl der einfache Hinweis auf die vorstehenden und die citirten Beschreibungen zur Genüge zeigt. Bau und Wachsthum des sterilen Thallus zeigen keine durchgreifenden Unterschiede, denn in dem regelmässigern Auftreten der Querwände im Thallus der Erysipheen können solche nicht wohl gefunden werden; noch weniger in der innerhalb der Peronosporeen ja auch nach Genera und selbst Species sehr verschiedenen Bildung der Haustorien.

In beiden Abtheilungen bildet der Thallus bei den meisten Arten auf besonderen Tragzweigen ungeschlechtliche Propagationsorgane — Zoosporangien bei den ganz oder zeitweise Wasser bewohnenden Formen, Conidien, die direct zu einem Thallus auswachsen, bei jenen, welche nicht Wasserbewohner sind. Beiderlei Organe entstehen bei allen Arten so zu sagen am gleichen Orte des Entwicklungsweges. Beide sind von einander in nichts anderm allgemein verschieden, als in der durch den Mangel oder das Vorhandensein der Zoosporenbildung angezeigten Anpassung an äussere Lebensbedingungen. Die nicht wasserbewohnenden Peronosporen haben so gut wie die Erysipheen nur nicht zoosporenbildende Conidien; die plasmatoparen [2]) Peronosporen vermitteln den Uebergang zwischen diesen und den typische Zoosporangien bildenden Arten. Die Conidienbildung der Erysipheen ist jener von *Cystopus* sehr ähnlich.

Die Podosphaeren entwickeln als Anfänge ihrer den Entwicklungsgang abschliessenden Fructification Organe, welche ich[3]) Antheridien (oder Pollinodien) und Eizellen genannt habe

[1]) Diese Beiträge, 3. Reihe.

[2]) Vgl. Ann. Sc. nat. 1863, T. XX. p. 34. — [3]) Diese Beitr. l. c.

und hier noch einen Augenblick wiederum so nennen werde. Ihrer ersten Entwicklung nach zeigen diese Organe die grösste Aehnlichkeit mit den Sexualorganen von *Phytophthora omnivora;* ihrer Insertion nach mit denen jener Peronosporeen, wo das Antheridium von einem dem jungen Oogon örtlich nahen beliebigen Thalluszweige entspringt. Die citirten Beschreibungen liefern hierfür den Nachweis. Zwischen dem jungen Antheridium mit seinem Stiele bei *Podosphaera* und den gleichnamigen Theilen einer Peronosporee besteht kaum ein anderer Unterschied als der der Grösse und speciellen Form. Weiter geht aber die volle Uebereinstimmung nicht. Denn erstlich konnte nie ein Austritt von Gonoplasma aus dem Antheridium, dieses vielmehr immer nur völlig geschlossen beobachtet werden; und zweitens ist die Weiterentwicklung der Eizelle sehr verschieden von jener einer Oogoniumanlage bei Peronosporeen, insofern aus ihr ein Ascus mit seiner kurzen Stielzelle wird. Mit der Bildung der acht zu neuem Thallus entwicklungsfähigen Sporen in dem Ascus ist dann das Wesentliche der *Podosphaera*-Fructification vollendet. Der Unterschied besteht hiernach darin, dass sich in der Eizelle nicht wie im Oogon von *Pythium* ein zu befruchtendes Ei differenzirt, dass vielmehr die eventuelle Befruchtung empfangen wird von der noch sehr kleinen, undifferenzirten Eizelle und diese dann wächst und zwei successive Theilungen erfährt, deren Endproduct die Bildung der acht Sporen ist. Letzteren Process nehme ich hierbei als die zweite (ihrerseits wohl noch in Unterabschnitte zerlegbare) Theilung, weil die principielle Differenz zwischen »freier Zellbildung« und Theilung derzeit nicht mehr aufrecht zu halten ist.[1])

So sehr nun diese Differenz in die Augen fällt, so ist sie doch bei näherer Betrachtung keine sehr tief greifende. Würde bei Peronosporeen — resp. in deren nächster Verwandtschaft — der Fall vorkommen, dass das Oogon ohne vorherige innere Eidifferenzirung direct die Befruchtung aufnimmt und dann zum Sporangium wird, so wäre hier der Unterschied schon auf ein Minimum reducirt. Bei *Myzocytium* und *Lagenidium* trifft dieses Postulat vielleicht schon theilweise zu; weitere Untersuchungen werden darüber zu entscheiden haben.

Jedenfalls zeigt die vorstehende Vergleichung, dass die Entwicklung des Ascus bei *Podosphaera* und der Oospore bei Peronosporeen einander sehr nahe kommende Processe sind, welche der Annährerung beider nicht nur nicht im Wege stehen, sondern für dieselbe ein Haupt-Argument abgeben. Gegen dieses kann kein Einwand erwachsen aus der Thatsache, dass bei *Podosphaera* der Ascus von einer Hülle umwachsen wird, der späteren Fruchtwand. Diese ist eine accessorische Bildung; sie durfte, so auffallend und charakteristisch sie auch sein

[1]) Vgl. Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung, 3. Auflage.

mag, in die vorstehende Betrachtung nicht hineingezogen werden, weil sie ausserhalb der ascusbildenden Eizelle entsteht und eine volle Entwicklung dieser ohne sie sehr wohl denkbar wäre. Käme sie auch bei Peronosporeen vor, und vielleicht bei *Podosphaera* nicht, so würde hierdurch an der ganzen Vergleichung nichts geändert werden. Denn man kennt aus der unzweifelhaft nächsten Verwandtschaft der Peronosporeen Thatsachen genug, welche zeigen, dass die Bildung von aussen kommender Fruchthüllen bei sonst in allen wesentlichen Punkten gleichem Gange der Entwicklung und der eigentlichen Fruchtbildung selbst, je nach Species vorkommen oder völlig fehlen kann. Unter den Mucorinen sind *Mortierella* und *Absidia*[1]) mit ihren charakteristischen Hüllen der Zygosporen einerseits, die hüllenlosen *Mucor*-Formen andererseits zu nennen und auch Intermediärformen fehlen nicht. Bei den noch näher hierher gehörigen Saprolegnieen ist *Achlya prolifera* von den übrigen bekannten Formen ebenfalls durch die beschriebene Umhüllung der Oogonien von ihren hüllenlosen Verwandten ausgezeichnet.

In der vorstehenden Vergleichung wurde eine Voraussetzung gemacht, welche angefochten werden kann und worden ist,[2]) und daher noch der Motivirung bedarf, nämlich dass die Anfänge der *Podosphaera*-Frucht als Eizelle und Antheridium den Sexualorganen der Peronosporeen gleichwerthig betrachtet werden. Die Gegner dieser Auffassung gründen zwar ihre Einwendungen mehr auf andere Formen als *Podosphaera*; sie könnten sich aber auch nur auf diese beziehen, denn die Pointe ihrer Einwände gilt auch für diese und ich acceptire dieselbe vollständig. Sie lautet dem Sinne nach so, dass die sexuelle Function, welche mit den Ausdrücken Eizelle und Antheridium doch behauptet zu sein scheint, für diese Organe nicht erwiesen, ihre directe Vergleichbarkeit mit den gleichnamigen Theilen der Peronosporeen daher zum mindesten zweifelhaft ist.

Nach dem, was oben über Befruchtungsprocesse und deren Nachweisung gesagt ist, und da ich mit der Entwicklungsgeschichte der *Podosphaera*-Frucht heute nicht weiter gekommen bin als im Jahre 1870, muss ich noch mehr als damals (vgl. l. c. p. 78) zugeben, dass die sexuelle Function der fraglichen Theile unerwiesen ist. Fehlen doch für sie selbst die meisten indirecten Argumente, welche bei der Discussion über die gleichnamigen der Saprolegnieen für wirkliche Sexualität noch geltend gemacht werden konnten. Bei der Aufsuchung natürlicher Verwandtschaft kommt es aber auf die genaue Feststellung der physiologischen Function zu vergleichender Theile nicht nur nicht an, sondern es ist ein grundsätzlicher Fehler, auf dieselbe den entscheidenden Werth zu legen, ein Fehler, den ich selbst früher und meine Gegner nachher

[1]) Van Tieghem, Ann. Sc. nat., 6. Sér., Tom. IV. — Brefeld, Bot. Zeitg. 1877, p. 77.

[2]) Van Tieghem, Bulletin Soc. Bot. de France, Tom. XXIII, 271, 99. Bot. Zeitg. 1876, p. 165.

nicht vermieden haben. Es handelt sich vielmehr lediglich um morphologische Vergleichung, um Entscheidung über die Homologien bei den zu vergleichenden Arten; unter homolog werden solche Organe differenter Species, oder richtiger solche Glieder ihres Entwicklungsganges verstanden, welche in diesem genau entsprechende Stellen einnehmen, vergleichbar den entsprechenden Punkten in einander gleichnamigen geometrischen Figuren, und vorstellbar als entstanden aus der Umänderung eines Gliedes der gleichen vorelterlichen Stammform. Nach diesem Maassstabe sind die Sexualorgane der antheridientragenden Saprolegnieen denen der Peronosporeen jedenfalls homolog, obgleich ihre sexuellen Leistungen zweifelhaft sind, und die Oogonien von *S. Thureti* jenen der anderen Arten ebenfalls, obgleich ohne sexuelle Function. Nach demselben Maassstabe stellt sich auch, nach der obigen Vergleichung, die Homologie heraus zwischen Oogon (=Eizelle) und Antheridium der Peronosporeen und den gleichnamigen Theilen der Podosphaeren, ebenso wie für die übrigen gleichnamigen Theile beider Gruppen, die Conidien u. s. w., der oben vermiedene Ausdruck homolog hier hinzugefügt sein möge.

Die Homologieen in dem Entwicklungsgang beider Gruppen sind streng vorhanden bis zur Bildung der Eizellen und Antheridien. Bis dahin sollten daher auch gleiche Namen für die homologen Glieder eingeführt, speciell der Ausdruck Pollinodium fallen gelassen und dafür Antheridium gesagt werden resp. Antheridienzweig, d. h. Zweig, welcher im Falle sexueller Differenzirung das Antheridium bildet. Auch der Ausdruck Eizelle ist für *Podosphaera* aufzugeben, weil er theils Unerwiesenes theils Unzutreffendes aussagt. Statt seiner möge ein für beide zu vergleichende Gruppen passender Ausdruck, Fruchtanfang, Archicarpium eingeführt werden für die in beiden homologe junge Zelle, welche dann bei Peronosporeen zu dem eibildenden Oogon, bei *Podosphaera* zum Ascus mit seinem Träger heranwächst. Bis zum Antheridienast und Archicarp reichen die strengen Homologien in beiden Gruppen. Dann hören sie auf; der Vergleich des Ascus von *Podosphaera* mit dem Ei von *Pythium*, der acht Ascosporen etwa mit den in der keimenden Eispore gebildeten Schwärmern kann ja noch angedeutet werden, ist aber nicht mehr ganz zutreffend. Ist man von den Peronosporeen ausgegangen, so stellt die Ascus-Bildung bei *Podosphaera* eine neue Erscheinung dar, welche jenen fremd ist.

Mit *Podosphaera* in unmittelbarster Verwandtschaft stehen, wie nicht ausführlich motivirt zu werden braucht, die übrigen, mehrere Asci in einer Frucht führenden Erysipheen, also die alte Gattung *Erysiphe;* sie ist von jener nur dadurch verschieden, dass bei ihr das Archicarpium zum mehrgliedrigen und eine Mehrzahl von Ascis erzeugenden Ascogon wird.

Mit *Erysiphe* sind wir aber mitten in die Abtheilung der Ascomyceten gelangt. Denn dieser Gattung schliessen sich zahlreiche andere Ascomyceten-Genera nach dem ganzen Gange

und den Einzelheiten ihrer Entwicklung so direct an, dass eine nahe verwandtschaftliche Beziehung schwerlich je bezweifelt werden kann. Zunächst können hier nur solche Ascomyceten-Genera gemeint sein, bei denen die Asci wie bei *Erysiphe* von einem Ascogon entspringen, welches dem der letzteren Gattung seiner ganzen Erscheinung nach als homolog betrachtet werden muss und gewöhnlich auch seine erste Entwicklung in inniger Verbindung mit einem Antheridienzweig antritt; also Genera wie *Eurotium*[1]), *Penicillium*[2]), *Gymnoascus*[3]), *Ascobolus*[4]), *Hypocopra*[5]).

Mag auch hier die sexuelle Function der in Frage kommenden Organe unerwiesen sein, so ist doch ihre durch Vermittlung von *Podosphaera* und *Erysiphe* angezeigte Homologie mit den Sexualorganen der Peronosporeen einleuchtend, und die systematische Stellung der in Rede stehenden Pilze hierdurch klar.

Andere Ascomyceten haben gleichfalls ein Ascogon, welches demjenigen der genannten in den wesentlichsten Eigenschaften gleich ist, aber nicht in Begleitung eines Antheridienzweiges ausgebildet wird, sondern vielmehr zuletzt einen Conceptionsapparat (Trichogyn) entwickelt, mit welchem Spermatien in Vereinigung treten. Folge dieser Vereinigung, welcher nach allen Indicien die Bedeutung einer sexuellen nicht abgesprochen werden wird, ist dann die Entwicklung der Asci. So bei *Collema* und *Physma*[6]), denen sich, nach den von Stahl gefundenen Andeutungen und nach der seit Schwendener's früheren Untersuchungen[7]) bekannten Thatsache des besonderen ascusbildenden Hyphensystems in der Flechten-Sporenfrucht, die weitaus überwiegende Mehrzahl der Lichenen-Pilze anschliessen wird. Auch für diese Fälle wird, bei der sonstigen Uebereinstimmung der wesentlichsten Gestaltungs- und Entwicklungsprocesse, die Homologie des Ascogons mit jenem der erstgenannten an die Erysipheen anschliessenden nicht wohl bestritten werden, und die Bildung der Spermatien in besonderen Behältern, sowie die hiermit correlative Entwicklung des Trichogyns einfach als Erscheinungen der Geschlechtertrennung aufzufassen sein, wie solche in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen und mit den mannichfachsten Einzelerscheinungen vorkommen.

Alle diese Erwägungen führen zu dem Resultat, dass die vorstehend aufgezählte Reihe der mit Ascogon versehenen Ascomyceten sich durch Vermittlung der Erysipheen an die

---

[1]) Vgl. diese Beitr. 3. Reihe.

[2]) Brefeld, Schimmelpilze II.

[3]) Baranetzky, Botan. Zeitg. 1872, pag. 145.

[4]) Janczewski, Botan. Zeitg. 1871, pag. 257.

[5]) Gilkinet, Bullet. Acad. Belg. 1874.

[6]) Stahl, Beitr. z. Entwicklungsgeschichte d. Flechten, I. Leipz. 1877.

[7]) Flora, 1864, 320.

Phycomyceten in aufsteigender Ordnung anschliesst, dass wir in ihnen die nächst höher stehenden Pilzverwandten letzterer zu erblicken haben.

Es gibt nun aber eine leider noch überwiegend grosse Anzahl von Ascomyceten, welche mit den bisher betrachteten zwar die grösste Uebereinstimmung in der Bildung der Asci, der Sporenfrucht, dem gesammten mit letzterer abschliessenden Entwicklungsgang, auch der Bildung von Conidien und anderen accessorischen Erscheinungen zeigen, bei welchen aber von Archicarp, Antheridienzweigen, Spermatien nichts, oder doch nichts Sicheres bekannt ist. Diese sehr zahlreichen Formen lassen sich nach den jetzigen Kenntnissen in zwei Kategorieen sondern. Bei der einen[1]), z. B. Tulasne's *Xylarieen*, *Nectrieen*, *Cordyceps*, *Claviceps*, sehr vielen Discomyceten, kennt man zwar vielfach ihrer morphologischen und physiologischen Bildung nach zweifelhafte Spermatien, bei manchen (*Peziza confluens*[2]) wohl auch nicht minder zweifelhafte Bildungen, welche für Archicarpien gehalten werden könnten; die Untersuchungen über ihre Entwicklung, speciell die der Früchte, sind aber noch zu unvollständig, um überhaupt ein sicheres Urtheil zu gestatten über An- oder Abwesenheit von Ascogonen und sonstigen Sexualorganen oder deren morphologischen Homologa. Die andere Kategorie bildet eine Anzahl genauer studirter Formen, bei welchen aber alle angewendete Sorgfalt bis jetzt nichts hat finden lassen, was als Homologon der Ascogone, Archicarpien, Antheridienzweige und Spermatien betrachtet werden könnte. Als Beispiele hierfür seien nur, um minder sichere wegzulassen, genannt: van Tieghem's *Ascodesmis*[3]), *Chaetomium*[4]), *Pleospora*[5]) und die Pezizen aus der Gruppe *Sclerotinia* Fuckel (*P. Fuckeliana*, *Sclerotiorum* u. s. w.[6]). Die Träger und Erzeuger der Asci sind hier Hyphen, welche von den benachbarten sterilen in nichts verschieden sind als dadurch, dass die Asci als Verzweigungen an ihnen entstehen; sei es, dass sie wie bei *Ascodesmis* fast frei auf dem Substrat wachsen, oder besonders gestalteten Fruchtträgern (*Peziza*) oder Gehäusen (*Pleospora*) angehören, welche Fruchtträger und Gehäuse dann ihrerseits anderen in hohem Grade gleichen, in denen die Asci von einem Ascogon ihren Ursprung nehmen, z. B. *Ascobolus*, *Hypocopra*.

Die zahlreichen Fälle der ersten Kategorie würden für ihre Classification kaum grosse Schwierigkeiten machen, weil man, zumal bei der sonstigen Uebereinstimmung, annehmen könnte, die Details ihrer Fruchtentwicklung stimmten mit jenen der ascogonbildenden Formen auch überein

---

[1]) Vgl. Tulasne, Carpolog. II. u. III.

[2]) de Bary, Fruchtentw. d. Ascomyceten, p. 11. Tulasne, Ann. sc. nat. 5. Ser., Tom. VI, 17.

[3]) Bullet. Soc. de France, T. XXIII, p. 271 ff.

[4]) Vgl. Zopf, Bot. Ztg. 1879, p. 73.

[5]) Bauke, Bot Ztg. 1877, p. 313.

[6]) van Tieghem, l. c. Brefeld, Bot. Zeitg. 1877, pag. 79.

und die Lücken unserer Kenntnisse hätten lediglich ihren Grund in der unvollständig gebliebenen Untersuchung des massenhaften Materials.

Für die zweite Kategorie ist diese Ausflucht nicht stichhaltig. Mit dem Ascogon oder Archicarp aber fehlt ihr eines der für die anderen wesentlichsten Entwicklungsglieder, und man muss daher fragen, ob beide Kategorien in naher natürlicher Verwandtschaft zusammengehören; ob die jetzige Abtheilung der Ascomyceten mit Recht als eine natürliche Gruppe gilt, oder nicht. Es liesse sich ja denken, dass sie in Wirklichkeit aus zwei Abtheilungen ganz verschiedener natürlicher Verwandtschaft bestände, in deren jeder sich die Discomyceten-Pyrenomyceten-Form u. s. w. wiederholen könnte und welche eben nur in der Ascusbildung übereinkämen. Phylogenetisch ausgedrückt: es wäre denkbar, dass es mindestens zweierlei, d. h. von zwei verschiedenen Stammformen abzuleitende Ascomyceten gäbe. [1])

Es ist unmöglich, eine solche Annahme durch strenge Beweisführung zurückzuweisen. Die bekannten Thatsachen reichen hierzu nicht aus. Mit der sicheren Begründung derselben steht es aber ebenso; und da die überwiegenden Wahrscheinlichkeitsgründe gegen sie sprechen und sich zeigen lässt, dass man sie nicht nöthig hat, wird sie aufzugeben sein. Jene Wahrscheinlichkeitsgründe bestehen in der überall [2]) hervortretenden Uebereinstimmung der charakteristischen Eigenschaften der Asci. Dieselbe ist in der That so gross, dass sie auf wirkliche nahe Verwandtschaft fast zwingend hinweist. Wenigstens kennt man keinen anderen Fall so grosser Aehnlichkeit analoger und nicht auch homologer Organe bei nicht in nächster natürlicher Verwandtschaft stehenden Gruppen. Hierzu kommt, wie die angeführten Beispiele zeigen, die Uebereinstimmung des gesammten übrigen Entwicklungsganges in beiden Kategorien, und die Thatsache, dass in beiden so genau die gleichen Gestaltungen wiederkehren, nach welchen man Pyrenomyceten, Discomyceten etc. unterscheidet. Die in Rede stehende Annahme ist aber nicht nöthig, weil die ihr zu Grunde liegenden Erscheinungen ohne sie einfacher als mit ihr erklärt werden können.

Die genaue Vergleichung der oben beschriebenen Phycomyceten hat gelehrt, dass in einer Reihe zweifellos nächstverwandter Pilzspecies die einen streng sexuell (*Pythium*), andere von zweifelhafter Sexualität, aber mit der Form nach entwickelten Sexualorganen versehen (alle Saprolegnieen mit Antheridien), noch andere endlich geschlechtslos und fast immer auch ohne alle Homologa männlicher Sexualorgane sein können (*Sapr. Thureti, torulosa*). Nichtsdestoweniger ist in allen diesen Fällen das Endproduct der Fructification, die Oospore, genau

---

[1]) Vgl. Bauke, Bot. Ztg., 1877, p. 319.

[2]) Vielleicht mit Ausnahme der Tuberaceen, welche einstweilen füglich unberücksichtigt bleiben können.

das nämliche. Die Oosporen sind auch, was ja wohl nicht nochmals motivirt zu werden braucht, in allen diesen Fällen einander streng homolog, obgleich Organe, die zu ihrer Ausbildung bei *Pythium* durchaus nothwendig sind, bei *Sapr. Thureti* und *torulosa* gewöhnlich nicht einmal mehr spurweise vorkommen. Homologe Glieder, in diesem Falle Fructificationen können also, allgemein ausgedrückt, in bestimmten Fällen zu Stande kommen mit Ueberspringung oder Unterdrückung von (sexuellen) Zwischengliedern, welche in anderen Fällen constant und nothwendig auftreten. Wendet man diese sichere Erfahrung auf die Beurtheilung der Ascomyceten an, so kann das Fehlen des Ascogons oder Archicarps bei vielen derselben gegenüber den vorwiegend fürsprechenden Wahrscheinlichkeitsgründen kein entscheidendes Bedenken mehr gegen die unmittelbare natürliche Verwandtschaft sämmtlicher Ascomyceten begründen.

Bei den Saprolegnieen liegt die Sache allerdings nicht ganz genau so, wie in den Fällen der Ascomyceten. Die Fructificationsorgane auch der antheridienfreien Formen sind dort den Oogonien anderer ganz gleich. Man kann daher mit Pringsheim von Parthenogenesis — wenigstens in morphologischem Sinne — reden. Bei den in Frage stehenden Ascomyceten geht das nicht, hier ist, soweit die Kenntnisse reichen, eine παρθένος überhaupt nicht vorhanden, sie sind geschlechtslos. Nichtsdestoweniger bleibt das Wesen der Erscheinung in beiden Fällen das gleiche, die Differenz geht den Gestaltungen nach bei den Ascomyceten nur um einen Schritt weiter, welcher bei den Saprolegnieen, wegen der Einfachheit des Gesammtaufbaues, man kann fast sagen unmöglich wäre. Letztere lassen sich der ebenfalls parthenogenetischen *Chara crinita* vergleichen, welche ihre Embryonen aus unbefruchteten Eiern entwickelt; jene Ascomyceten den Farnspecies mit Embryobildung am völlig geschlechtslosen Prothallium.

Als ich diese letztere (Bot. Ztg. 1878) beschrieb und besprach, verzichtete ich absichtlich auf die vergleichsweise Heranziehung analoger Fälle bei niederen Thallophyten, weil ich solche damals für nicht hinreichend sicher und klar gestellt hielt. Ich hatte bei dieser Reserve ganz besonders die Saprolegnieen im Sinne und gerade die Zweifel über diese waren für die oben mitgetheilte Untersuchung eine Hauptveranlassung. Pringsheim hatte nämlich seine »Parthenogenesis« bei Saprolegnieen, mit Ausnahme des ihm selbst ganz unklaren Falles von *Leptomitus brachynema*[1]) als eine Erscheinung dargestellt, welche einträte bei heruntergekommenen Individuen solcher Species, die in wohlentwickeltem Zustande mit wohl-

[1]) Jahrb. IX, p. 202.

entwickelten Sexualorganen versehen wären, und bei denen parthenogenetischer und sexueller Zustand wechselsweise in einander übergeführt werden könnten. Es ist einleuchtend, dass eine solche Erscheinung nicht mit der völligen Geschlechtslosigkeit anderer Arten direct in Parallele gestellt werden könnte und dass noch weniger jene weitgehenden Consequenzen für die Beurtheilung anscheinend völlig geschlechtsloser Thallophyten-Gruppen so ohne weiteres zulässig waren, welche Pringsheim selbst, Bauke[1]) und Cohn[2]) aus derselben gezogen haben.

Die Berechtigung solcher Consequenzen ist nun allerdings durch Prüfung ihrer Grundlage erwiesen worden, indem diese umgestaltet und die Existenz wirklich geschlechtsloser oder parthenogenetischer Arten, resp. erblich constanter Racen in den fraglichen Abtheilungen gezeigt wurde. Zugleich geht aber auch aus den bei *Saprolegnia* festgestellten Resultaten hervor, dass jene Consequenzen mit Vorsicht zu ziehen sind, denn Ausbildung und Mangel der Sexualorgane oder ihrer morphologischen Homologa können in engem Verwandtschaftskreise von Species zu Species wechseln. Das soll hier mit specieller Bezugnahme auf die Ascomyceten gesagt sein, denn bei vielen dieser bleibt, abgesehen von allem übrigen, das ausgedehnte Vorkommen nicht nur von rein morphologisch unterscheidbaren Archicarpien, sondern wirklicher sexueller Processe immerhin als möglich und fernerer Untersuchung empfehlenswerth angezeigt durch die Thatsache der so überaus grossen Verbreitung der Spermatien. Diese Organe fehlen allerdings in zahlreichen Fällen vollständig, und zwar in allen denjenigen, wo Archicarpien mit Antheridienzweig vorhanden sind (Erysipheen, *Eurotium*, *Penicillium*, *Hypocopra* etc.) und in anderen mit völliger Geschlechtslosigkeit (*Sclerotinia*). Bei den Collemen aber sind die Spermatien nach Stahl's Untersuchungen Sexualorgane. Ein Blick auf Tulasne's und auf Cornu's[3]) neuere Arbeiten zeigt zumal für Pyrenomyceten die weite Verbreitung und das in jedem Einzelfall ihres Vorkommens massenhafte Auftreten solcher Organe, welche in allen ihren bekannten Eigenschaften den Spermatien von *Collema* bis zur Gleichheit nahe kommen. Ueber ihre Functionen weiss man nichts, auch nicht nach Cornu's neuerer Untersuchung. Denn dass manche ursprünglich für Spermatien gehaltene Zellchen, z. B. die von *Claviceps*, Conidien gleich keimen und einen neuen Thallus zu erzeugen vermögen, zeigt doch nur, dass man in solchen Fällen kleine Conidien (resp. was wesentlich dasselbe ist: Stylosporen) irrthümlicherweise für Spermatien gehalten hatte. Cornu geht nun freilich weiter, indem er allen Spermatien den physio-

[1]) Beitr. z. Kenntn. d. Pycniden. Nov. Act. Leopold. Carolin. Bd. 38, p. 488.
[2]) Berichte d. Schles. Gesellsch. 1879.
[3]) Ann. sc. nat. Bot. 6me Sér., Tom. III (1876).

logischen oder biologischen Werth solch kleiner Conidien zuzusprechen sucht. Den Beweis dafür bleibt er aber schuldig, vielleicht einen oder den anderen Ausnahmefall abgerechnet, in welchem eine der angedeuteten irrthümlichen Verwechselungen vorgelegen hatte. Denn er zeigt nur, dass manche Spermatien nach Aussaat in geeignete Flüssigkeiten wachsen, resp. wenigstens anschwellen. Wie aus denselben dann ein neuer Thallus werden kann, darüber spricht er nur subjective Vermuthungen aus. Die Anschwellung, ja selbst eventuell das Austreiben von Schläuchen in Nährstofflösungen kann aber über die normale Function dieser Organe keinen sicheren Aufschluss geben; das zeigt das bekannte Verhalten von Pollenkörnern und Pollenschläuchen.

Auf Grund der Unkenntniss könnte man andererseits Spermatien für rudimentäre Organe erklären. Das mag für manche Fälle vielleicht zutreffen. Für die grosse Mehrheit dürfte solche Deutung aber vorerst nur mit der grössten Vorsicht aufzunehmen sein, denn es wäre eine ganz exceptionelle Erscheinung, wenn die sonst so sparsame Natur in diesem einen Falle solchen profusen Luxus mit rudimentären Organen triebe. Nach allgemeinen Anschauungen wäre in diesem Falle wenigstens zu erwarten, dass etwa die Spermatien sexuellen Organen morphologisch homolog, als solche functionslos, dafür aber zu anderen physiologischen Leistungen verwendet wären. Alles das bleibt aber noch nachzuweisen.

Die gewonnenen thatsächlichen Resultate gestatten ferner jetzt auch, zunächst für die Saprolegnieen, die oben angedeutete Parallele mit *Chara crinita* und den geschlechtslosen Farnspecies insofern durchzuführen, als es sich in beiden Fällen um Apogamie handelt. Das ergibt eine Vergleichung der oben beschriebenen Thatsachen mit meinen Darstellungen von 1878 von selbst, und soweit hier der Ort ist, weiter darauf einzugehen, wird dieses nachher geschehen. Für die als geschlechtslos erwiesenen Ascomyceten aber ist nach den mitgetheilten Daten die Annahme, dass sie apogam sind, wenigstens zulässig. Zwingende Gründe können für dieselbe allerdings nicht beigebracht werden.

Aus den vorstehenden Betrachtungen und Vergleichungen ergibt sich für die Systematik der Pilze das allgemeine Resultat, dass erstens gegen die herrschende Ansicht, welche die Gesammtheit der Ascomyceten als eine einheitliche natürliche Abtheilung aufstellt, kein Einwand zu erheben ist und dass zweitens diese grosse Ascomyceten-Gruppe sich durch Vermittlung der Erysipheen an die Peronosporeen anschliesst; diese wiederum, durch Vermittlung von *Mycoidea*, *Monoblepharis* etc. an die eibildenden Chlorophyllalgen. Bei phylogenetischer Betrachtung liegt dann die Anschauung am nächsten, dass sich Peronosporeen von den genannten Chlorophyllalgen abgezweigt haben und von ihnen dann die Entwicklung der

successive höheren Ascomyceten ausgegangen ist. Der Gestaltung nach nehmen von diesem Ausgangspunkte aus die Ascomyceten eine reiche progressive Entwicklung. Bezüglich der Sexualverhältnisse tritt, soweit derzeit geurtheilt werden kann, bei vielen eine bis zu völliger Apogamie gehende regressive Ausbildung ein. Man kann freilich die Sache auch umkehren und die Peronosporeen von den Ascomyceten ableiten als der Gestaltung nach vereinfachte, sexuell vervollkommnete Abkömmlinge. Damit fiele aber, für die phylogenetische Betrachtung wenigstens, die Möglichkeit des in die Augen fallenden Anschlusses an die Chlorophyllalgen weg, wenn man nicht zu der Ungeheuerlichkeit einer Ableitung dieser von den Peronosporeen kommen will.

Peronosporeen und Ascomyceten stellen nach der vorgetragenen Anschauung die an Nichtpilze direct anschliessende Pilzgruppe dar, welche ich schon bei früherer Veranlassung kurz die Hauptreihe der Pilze oder die Ascomycetenreihe genannt habe. Fragt man nun weiter, wie sich diese Reihe zu den übrigen Pilzgruppen stellt, oder diese sich ihr anschliessen, so mag es zunächst gestattet sein, die Schizomyceten und die Myxomyceten von der Betrachtung auszusondern, weil beide eine aparte Behandlung erfordern, oder allerwenigstens vertragen. Für die übrigen, die ächten Pilze, wissen wir, dass ihre natürliche Verwandtschaft nicht bestimmt werden kann

1) nach dem anatomischen Bau, denn dieser ist bei allen im Wesentlichen der gleiche, wie es das Wort Hyphe kurz bezeichnet, seine Einzelmodificationen kehren bei verschiedenen Abtheilungen in gleicher Weise wieder und umgekehrt;

2) nach der gröberen Gliederung und äusseren Gestaltung allein, denn

a. von nächstverwandten Genera können die einen nur frei lebende solitäre Hyphen haben (Hyphomycetenwuchs), die anderen aus Hyphen verflochtene, zusammengesetzte Pilzkörper bilden. Beispiel: *Peronospora*, *Cystopus*.

b. Zusammengesetzte Pilzkörper gleicher Gestaltung können in den verschiedensten Abtheilungen vorkommen. Beispiele: *Clavaria* und *Geoglossum*; *Hydnum* und *Hydnogloea*; *Cyphella* und *Peziza*; *Guepinia*[1]) und *Bulgaria* u. s. w.

Es bleibt daher für die Entscheidung nur übrig die Vergleichung des Gesammt-Entwicklungsganges, wie derselbe besonders in der Succession der Fortpflanzungserscheinungen

---

[1]) Nämlich die als *Guepinia* bezeichneten Formen, welche wie *G. Peziza* Tul. und *G. contorta* (vgl. meine Morphol. d. Pilze etc. p. 55) das Hymenium auf der Innenseite des becherförmigen Trägers haben. *G. helvelloides* Fr. verhält sich anders und ist wohl von den übrigen zu trennen unter dem alten Persoon'schen Namen *Gyrocephalus*. Vgl. Tulasne, Ann. Sc. nat., 5. Sér., Tom. XXV. p. 219.

hervortritt, und für entwicklungsgeschichtlich minder vollständig bekannte Formen die der Fortpflanzung direct dienenden Organe und Processe selbst, also Sporen, Sporenentwicklung, Keimung u. s. w.

Geht man nun die nicht ascosporen Pilze durch, so fällt zunächst auf, wie der Gesammtentwicklungsgang der aecidienbildenden Uredineen in allen Hauptzügen der gleiche ist wie bei den typischen Ascomyceten. Auch die reichliche und charakteristische Bildung von Conidien, unter welchem Namen hier Uredo, Teleutosporen und Sporidien zusammengefasst werden, ist von jener bei conidienreichen Ascomyceten nur als Specialfall verschieden. Spermogonien mit Spermatien, welche von jenen mancher Ascomyceten wiederum kaum differiren, begleiten die jüngern Entwicklungsstadien der als Aecidium bekannten Sporenfrucht. Von der Entwicklung dieser ist, zumal in Beziehung auf die Anfänge, allerdings noch manches unklar und die Bildungsgeschichte ihrer Sporen weicht von jener der Ascomyceten-Früchte sehr erheblich ab — wenn auch bei dem derzeitigen Stande der Zellenlehre der Unterschied nicht mehr so tiefgreifend erscheinen mag wie in früherer Zeit. Das unterscheidet die aecidienbildenden Uredineen scharf von den Ascomyceten und es sind auch zur Zeit keine Intermediärformen zwischen beiden Gruppen bekannt. Aus diesen Gründen kann zur Zeit ein sicher begründetes Urtheil über das Verwandtschaftsverhältniss beider nicht festgestellt werden. Dies zugegeben, ist es aber wohl die mit der Gesammtheit der bekannten Thatsachen am meisten in Einklang stehende Anschauung, die Spermatien und Sporenfrüchte (Aecidien) der Uredineen mit denen der Ascomyceten für homolog zu betrachten, jene Gruppe also als eine solche, welche sich den reicher gegliederten Ascomyceten-Formen verwandtschaftlich anschliesst. Ihr charakteristischer Entwicklungsgang würde sie dann, als eines der höher ausgebildeten Glieder, in die Ascomyceten-Reihe selber stellen.

Mit der Aufzählung der Uredineen haben wir das Ende der Ascomyceten-Reihe erreicht. Was von Pilzgruppen noch übrig bleibt, lässt sich ihr nicht mehr streng einordnen, schliesst sich ihr dagegen, wie ich glaube, an verschiedenen Orten als mehr oder weniger reich weiter gebildete seitliche Abzweigungen an.

An einem andern Orte[1]) habe ich schon darauf aufmerksam gemacht, wie die Tremellinen sich unverkennbar an solche Uredineen-Species anschliessen, welche der Aecidienbildung ermangeln, dieselbe wahrscheinlich verloren haben, und welche sich dafür erblich constant fortpflanzen, indem sie nur bestimmte Conidienformen (Teleutosporen, Sporidien) produciren. *Chrysomyxa Abietis* ist eine solche Species. Sie gehört allen ihren Eigenschaften nach in oder

[1]) Bot. Zeitg. 1879, p. 825 ff.

direct neben die Uredineen-Gattung *Euchrysomyxa*, *Chr. Ledi* und *Rhododendri* und unterscheidet sich von letzteren durch wenig mehr als den Mangel der Aecidienbildung. Den Eigenschaften ihrer Teleutosporen- und Sporidienbildung nach kann sie ebensogut ohne weiteres zu den Tremellinen gestellt werden. Für andere gewöhnlich zu den Uredineen gezählte Arten gilt Aehnliches. Es gibt hier also Arten, welche mit gleichem Rechte der einen oder der andern Gruppe zugezählt werden können und hierdurch die nahen Beziehungen beider aufs klarste hervortreten lassen. Das kann jetzt um so eher ausgesprochen werden, als die 1879 geäusserte, damals noch unerwiesene Annahme, dass der Entwicklungsgang der Tremellinen in den wesentlichen Zügen dem einer aecidienfreien *Chrysomyxa* gleich verläuft, neuerdings durch anderweitig zu beschreibende Culturen von *Dacrymyces*- und *Tremella*-Arten bestätigt worden ist.

Die Tremellinen sind Basidiomyceten. Ihre Basidien sind nach der vorgetragenen Anschauung über die Zusammengehörigkeit den Teleutosporen der Uredineen homolog. Es scheint mir aber auch aller Grund vorhanden, sie als den Basidien der übrigen Basidiomyceten homolog zu betrachten, oder richtiger ausgedrückt, in den entwicklungsgeschichtlichen Daten ist kein Grund enthalten, welcher gegen diese den Ansichten der Mycologen seit lange zum Grunde liegende Anschauung spräche. Hiermit ist gesagt, dass die ganze grosse Abtheilung der Basidiomyceten eine in natürlicher Verwandtschaft zusammengehörige ist, und zweitens dass die Tremellinen die Anschlussgruppe sind, mittelst deren sie an die Ascomyceten-Reihe anschliesst, resp. sich von dieser abzweigt — wie ich a. a. O. näher ausgeführt habe zuerst auf regressivem Wege entstanden, dann in sich progressiv weiter gebildet. Ich habe dort dahingestellt gelassen, ob die ganze Abtheilung der Basidiomyceten an die Tremellinen anzuschliessen, resp. von ihnen abzuleiten sei, oder ob etwa Gründe zu finden wären, um dies nur für einen Theil derselben gelten zu lassen und andere Unterabtheilungen anderswo, speciell an andere Ascomyceten-Gruppen als die Uredineen anzuschliessen. Sicher entscheiden kann man natürlich hierüber auch jetzt nicht. Allein nähere Erwägung der bekannten Thatsachen lässt die Annahme eines gemeinsamen Ursprungs der gesammten Basidiomyceten zur Zeit doch als die ganz vorwiegend wahrscheinliche hervortreten. Der Entwicklungsgang ist in allen bekannten Fällen in den Hauptzügen der gleiche und wo man ihn nicht genau kennt, liegt kein Grund vor, wesentliche Verschiedenheiten von den bekannten Fällen anzunehmen. Die charakteristischen Fructificationsorgane, nämlich die Basidien, zeigen bei fast allen, sowohl Hymeno- als Gastromyceten, die grösste Uebereinstimmung in Bau und Entwicklung; und auch bei *Tulostoma* sind ihre von Schröter[1]) entdeckten Besonderheiten nicht so gross, dass sie

[1]) Cohn, Beitr. z. Biolog. II. Heft 1.

einem nahen Anschluss an die Uebrigen Schwierigkeiten machten. Die Unterschiede bestehen überall nur in der äusseren und inneren Gestaltung der Fruchtkörper. Bei den Hymenomyceten finden sich zwischen diesen, von der einfachen, kaum so zu nennenden Hymenialschicht eines *Exobasidium* oder *Hypochnus centrifugus* bis zu den reichst gegliederten »angiocarpen« Formen von *Boletus* oder *Amanita* so zahlreiche Uebergangsformen, dass oft selbst die Genera schwer abgegrenzt, grössere Gruppen muthmaasslich verschiedenen Ursprungs aber nirgends unterschieden werden können, und es ist unverkennbar, dass die verschiedenen Typen convergiren nach jenen einfacheren Formen, wie sie in den Clavarien, Thelephoreen, Hydneen bekannt sind, welche sich ihrerseits auch der Gestalt und dem Bau nach den Tremellinen anschliessen. — Schärfer heben sich die Gastromyceten von den übrigen ab; jedoch stehen sie keineswegs ohne Anknüpfung neben denselben, wie die Vergleichung von Polyporeen, *Merulius* und *Boletus* einerseits, der Hymenogastreen mit *Secotium*[1]), *Gautieria* andererseits zeigt. Der Anschluss der übrigen Gastromyceten-Gruppen an letztere und ihre Divergenz von diesen nach verschiedenen Richtungen liegt auf der Hand. Dass dieselben unter allen Pilzen die reichste und complicirteste Gliederung und Structur erreichen, dürfte auch ausser Zweifel sein. Sie stellen hiernach wohl die obersten, höchstentwickelten Glieder der von den Tremellinen aus weiter entwickelten Basidiomyceten-Gruppe dar. — Mit den höchstgegliederten Hymenomyceten stimmen sie darin überein, dass sie »angiocarp« sind.

Es bleiben nun noch einige kleinere ausserhalb der Ascomycetenreihe stehende Gruppen übrig. Zunächst möchte ich zu diesen die Saprolegnieen rechnen, deren Homologien und nahe Verwandtschaft mit den Peronosporeen ja nach dem oben Mitgetheilten ausser Zweifel sind, welche aber, wenn die Reihe von *Pythium* und *Peronospora* zu *Podosphaera* fortgesetzt wird, nicht in dieselbe hineinpassen, sondern sich von ihr seitwärts, als eine Nebenreihe, abzweigen. Der Grund dieser Anschauung liegt darin, dass sich die Fructificationsorgane, Archicarpien und Antheridienzweige (und in Correlation damit auch die vegetativen Körper), welche wir bei den Peronosporeen fanden, bei den Saprolegnieen zwar auch weiter ausgebildet haben, aber nach anderer Richtung als jener, welche zu dem Ascogon von *Erysiphe* führt. Worin die Weiterbildung und Divergenz besteht, braucht hier auch nicht weiter auseinandergesetzt zu werden. Bemerkt sei nur noch, dass die sonderbare, der Glättung der Eier vorausgehende Protoplasmaausstossung bei *Achlya* und *Saprolegnia* sich als eine der Periplasmasonderung von *Peronospora* homologe Erscheinung erklären lässt, welche hier überflüssig und daher durch die Wiedereinschluckung beseitigt wird; und dass die Saprolegnieen nach den Abschn. 13. gegebenen

[1]) Tulasne, Ann. Sc. nat., 3. Sér., Tom. IV. p. 169.

Auseinandersetzungen apogam gewordene Abkömmlinge der Peronosporeen sein dürften, jedenfalls, wie *S. Thureti* und *torulosa* zeigen, eine unzweifelhafte Neigung zur Apogamie besitzen.

Es ist ferner wohl unbestritten, dass die Zygomyceten[1]) sich an Peronosporeen wie *Pythium* anschliessen, als eine Nebenreihe, welche weit reicher und mannichfaltiger wie die Saprolegnieen nach verschiedenen Richtungen — *Mucor* — *Mortierella* — *Chaetocladium* — *Piptocephalis* — in sich weitergebildet ist und von der Hauptreihe divergirt. Zu den Zygomyceten dürften auch die Entomophthoren ungezwungen zu rechnen sein. Ich habe die Entwicklung der präsumptiven Zygosporen derselben nicht selbst beobachtet, sehe aber nach Nowakowski's[2]) Beschreibung für *E. curvispora* keinen Grund, dieselben für etwas anderes als Zygosporen zu halten. Wenn sie, wie Brefeld[3]) angibt, bei *E. radicans* alle oder zum Theil ohne Copulation entstehen, so wird dieses — Nowakowski's Beobachtungen als richtig vorausgesetzt — als ein Fall von Apogamie aufzufassen sein, vergleichbar dem von *Sapr. torulosa* und *Thureti.* Auch bei anderen Zygomyceten kommen ja Erscheinungen von Apogamie vor, wie die Azygosporen von *Syzygites* und vielleicht der mir unbekannte *Azygites* zeigen, welch letzterer, nach den vorhandenen Angaben[4]) eine apogame Species sein dürfte. Auch der ganze Entwicklungsgang und Bau der Entomophthoren scheinen mir mit jenem anderer Zygomyceten am meisten übereinzustimmen, wenn sie auch bei ihrer eigenartigen Anpassung manches Besondere zeigen. Brefeld's hiervon abweichende Meinung ist augenscheinlich beeinflusst durch den Hymenomyceten-Habitus der *P. radicans.*[5]) Ein anderer Grund, die Entomophthoren als niederen Typus der »specifischen Basidiomyceten« zu betrachten, liegt nicht vor, denn die Aehnlichkeit mit Basidien besteht für viele, eigentlich für alle Träger von Conidien, welche durch sogenannte Abschnürung frei werden, auch z. B. für *Chaetocladium.* Jener Hymenomyceten-Habitus bestimmter Arten, d. h. die Vereinigung der Conidienträger zu zusammengesetzten Fruchtlagern, kann aber für die Beurtheilung der Homologien und Verwandtschaften nicht maassgebend sein, das zeigt das erwähnte Beispiel von *Cystopus* und *Peronospora.*

Den Peronosporeen, speciell *Pythium* sehr nahe verwandt sind Pfitzer's Ancylisteen, *Ancylistes*, *Lagenidium*, *Myzocytium.*[6]) Sie unterscheiden sich von *Pythium* durch die einfachere Gliederung des Thallus und dadurch, dass, wie die Beschreibungen angeben, das ganze

---

[1]) Brefeld, Schimmelpilze I.
[2]) Bot. Zeitg. 1877, p. 217.
[3]) Ibid. p. 351.
[4]) Tulasne, Carpol. I. p. 64.
[5]) Vgl. Bot. Ztg. l. c. p. 352.
[6]) Vgl. Pfitzer's, Cornu's, Zopf's oben S. 230 citirte Arbeiten.

Protoplasma einer Antheridienzelle mit dem ganzen, wandständig bleibenden Protoplasma eines Oogons mittelst eines von jener getriebenen Befruchtungsschlauches zusammenfliesst, und dass das Product dieser Copulation erst nachher zur ruhenden Oospore sich gestaltet. Die Gruppe hiernach für sehr einfache, zugleich nach der Seite der Zygomyceten Anknüpfungspunkte darbietende Pythien (v. s. v.) zu halten, ist gewiss zulässig. Andrerseits aber scheint sie ebenfalls in näherer Uebereinstimmung zu stehen mit manchen Chytridieen; ihre Stellung im System mag daher unentschieden bleiben, bis letztere vollständiger als zur Zeit bekannt sind. —

Unter dem Namen Chytridieen fasst man zur Zeit eine recht gross gewordene Reihe von Formen zusammen, welche in der Bildung von Schwärmsporen und bestimmten Dauerzellen sehr grosse Uebereinstimmung unter einander zeigen. In anderen Erscheinungen der Entwicklung und des Baues sind die Extreme der Chytridienreihe sehr verschieden. Auf der einen Seite Formen wie Nowakowski's *Polyphagus*[1]) mit stattlichem rhizoidem Mycelium, Zoosporangien und Zygosporenbildung; auf der andern *Synchytrium* und die von A. Fischer letzthin[2]) beschriebene *Olpidiopsis*, nach den freilich noch nicht ganz lückenlosen Beobachtungen mycelium-freie, anscheinend geschlechtslose Formen allereinfachster Gliederung. Es könnte sich fragen, ob diese extremen Formen wirklich einer einzigen natürlichen Verwandtschaftsreihe angehören oder vielleicht zweien, deren Angehörige, der ähnlichen Lebensgewöhnung entsprechend, sehr ähnliche Anpassungsformen zeigten. Letztere Annahme ist allerdings nicht wahrscheinlich, immerhin aber möglich. Träfe sie zu, so würden die mycelfreien Chytridien wohl irgend welchen, nicht näher anzugebenden »einzelligen Algen« sich anschliessen, also für den Augenblick von ganz unsicherer Stellung sein.

Die meisten myceliumbildenden Chytridien dagegen schliessen sich ganz eng an die Peronosporeen und Saprolegnieen an, *Polyphagus* und *Zygochytrium*, wenn Sorokin's Beschreibung[3]) wirklich richtig ist, an die Zygomyceten, was ja keinen grossen Unterschied in der systematischen Stellung ausmacht. Für die Formen aus Braun's Gattung *Rhizidium* und für die typischste Chytridienform, *Ch. Olla*, kann ich nach noch nicht ganz abgeschlossenen und daher noch nicht zu publicirenden Beobachtungen schon jetzt sagen, dass sie ohne grosse Uebertreibung sehr kleine Saprolegnieen (oder vielleicht Peronosporeen) genannt werden könnten. Ob sie Antheridien besitzen oder ihre (Dauer-) Oosporen geschlechtslos entwickeln, ist mir noch nicht zu entscheiden gelungen.

---

[1]) Cohn, Beitr. z. Biologie Bd. II. Heft 2, p. 201.
[2]) Bot. Zeitg. 1880, p. 689.
[3]) Bot. Zeitg. 1874, p. 305.

Für den wahrscheinlichsten Fall nun, dass die Chytridieen allesammt einer einzigen natürlichen Verwandtschaftsreihe angehören, erwächst aus der letztangedeuteten Thatsache eine zu berücksichtigende neue Frage für die Systematik. Es bleibt nämlich alsdann die vorhin bemerkte Möglichkeit eines nahen (phylogenetischen) Anschlusses der Synchytrien an einzellige Protococcaceen bestehen und wenn die mycelbildenden Chytridieen in aufsteigender Reihe sich einerseits an Synchytrien, andrerseits an Peronosporeen anschliessen, so wäre hierdurch für diese entweder ein anderer Verbindungspunkt mit den Chlorophyllalgen als der oben bezeichnete, oder zwei Verbindungspunkte gegeben — beide lägen allerdings nicht weit auseinander. Mit Sicherheit hierüber abzuurtheilen, ist zur Zeit natürlich wiederum unmöglich. Nach den vorliegenden Daten kann aber eine directe Anknüpfung der einfachsten Chytridieen an Chlorophyllalgen zwar wohl unbestimmt vermuthet, aber nicht näher ausgeführt werden. Es fehlen bekannte Formen, welche geeignet wären, den Uebergang zu vermitteln. Dass dafür solche wie Cohn's *Chlorochytrium*[1]) an welches man in dieser Beziehung wohl denken könnte und gedacht hat, kaum gelten können, ist von Klebs jüngst gezeigt worden[2]). Da die oben erörterte Anknüpfung der Peronosporeen an die Chlorosporen aus den angegebenen Gründen die grösste Wahrscheinlichkeit für sich hat, so wird man sich hiernach am besten an sie allein halten. Unter dieser Voraussetzung werden dann die Chytridieen als eine von Peronosporeen direct oder durch Vermittlung von Saprolegnieen abgezweigte Nebenreihe zu betrachten sein, deren einfachste, rein parasitische Formen, wie *Olpidiopsis* und *Synchytrium*, die Producte einer stark regressiven Entwicklung sind.

Unter den ferneren in Vorstehendem noch nicht behandelten Pilzgruppen machen die Ustilagineen für die Unterbringung im natürlichen System besondere Schwierigkeit. Man könnte sich hierbei bescheiden und mit dem Ausspruch begnügen, dass sie eine Gruppe von vorerst zweifelhafter Stellung sind. Es muss ja nicht Alles auf einmal untergebracht werden und klarer Ausdruck der Unkenntniss hat vor unbestimmten Vermuthungen jedenfalls den Vorzug. Nichtsdestoweniger darf wohl schon jetzt, wenn auch mit aller, bereits früher[3]) ausgesprochenen Reserve, der Versuch gemacht werden, die Ustilagineen an andere, im Vorstehenden besprochene Pilzgruppen anzuschliessen. Hierbei ist zunächst auszugehen von der Erfahrung, dass die Ustilagineen für sich allein wiederum eine zusammenhängende Reihe bilden, die beginnt mit Formen einfacherer Gliederung und Entwicklung: *Entyloma*, *Tilletia*, und von dieser zu reicher gegliederten fortschreitet: einerseits *Sorisporium* und *Urocystis*, andrerseits *Ustilago*. Morphologisch kommen alle diese Formen überein erstens in der Bildung der nach Species resp. Genera

[1]) Cohn, Beiträge zur Biologie. Bd. I. Heft 2, p. 94. — [2]) S. Botan. Zeitung 1881.

[3]) Actes du Congrès etc. des botanistes etc. tenu à Amsterdam en 1877. Vgl. Bot. Zeitg. 1880, p. 305.

verschiedenen »Dauersporen« an den Fäden des Thallus; zweitens darin, dass sich aus den »keimenden« Dauersporen ein »Promycelium« entwickelt, welches »Sporidien« bildet, sei es durch Abschnürung, sei es durch Trennung in quer abgetheilte Glieder. Die Sporidien copuliren dann paarweise, gewöhnlich, aber nicht immer in der bekannten Form eines H, und dieses Copulationsproduct treibt im einfachsten Falle direct, im anderen durch Vermittlung abgeschnürter Conidien einen zum neuen fruchtbaren Thallus heranwachsenden Keimschlauch — günstige Vegetationsbedingungen selbstverständlich vorausgesetzt. Directe Keimung der Sporidien, ohne vorherige Copulation, kommt allerdings nicht selten auch vor; doch prävalirt die Copulation bei den meisten Arten und fehlt wohl bei keiner ganz.

Für die obersten reichstausgebildeten Endglieder ist ein Anschluss an ausserhalb der Ustilagineenreihe selbst stehende Formen schlechterdings nicht zu finden. Anders steht es mit *Entyloma*, einer Gattung, welche ihrerseits wiederum mit *Tilletia*, *Urocystis* die unzweifelhafteste nahe Verwandtschaft zeigt. Die von mir beschriebenen Arten derselben[1]) haben in allen ihren morphologischen Eigenschaften mit Ausnahme der Keimung die grösste Aehnlichkeit mit Unger's *Protomyces macrosporus*,[2]) manche derselben waren daher mit diesem lange und mit gutem Grunde in demselben Genus vereinigt. Die Uebereinstimmung erstreckt sich aber auch, mehr als auf den ersten Blick scheinen mag, auf den Keimungsvorgang der Dauersporen. Denn das Product dieses sind in beiden Fällen H förmig copulirte Sporidienpaare, die sich in ihrer Weiterentwicklung ganz gleich verhalten.

Mit *Protomyces macrosporus* scheinen aber ferner jene Chytridieen unverkennbare Aehnlichkeit in Bau und Entwicklungsgang zu besitzen, welche »Sporangien« intercalar und in Mehrzahl an verzweigten Mycelschläuchen bilden und von ihrem Entdecker Nowakowski[3]) als *Cladochytrium* bezeichnet worden sind. Nowakowski hat zwar bei seinen Cladochytrien nur mit der Reife sofort zoosporenbildende, nicht in sogenannten Dauerzustand eingehende Sporangien beobachtet. Er hat aber selbst sogleich aufmerksam gemacht auf die grosse Aehnlichkeit seiner Formen mit solchen, welche wie der alte *Protomyces Menyanthis* an einem *Cladochytrium*-Mycel »Dauersporen« bilden, und für diese die Vermuthung der Zugehörigkeit zu *Cladochytrium* ausgesprochen. Die Vermuthung hat sich sowohl für *Cl. Menyanthis*, als andere Formen, von denen ich besonders eine in den Blättern von *Iris Pseudacorus* parasitische

---

[1]) Bot. Zeitg. 1874, p. 81. Vgl. ferner Schröter, in Cohn's Beitr. z. Biol. Bd. II. Heft 3.
[2]) Diese Beitr. 1. Reihe.
[3]) Cohn, Beitr. z. Biologie, Bd. II. Heft 1 p. 92.

kenne,[1]) vollkommen bestätigt. Von den Cladochytrien Nowakowski's unterscheiden sich diese Formen allgemein, soweit bekannt, allein dadurch, dass an dem Mycel als Reproductionsorgane nur Dauerzellen gebildet werden, welche gleich denen von *Protomyces* und *Entyloma* nach längerer Ruhe »keimen«. Und zwar besteht ihre Keimung darin, dass sie die Eigenschaften eines Chytridieen-Zoosporangiums annehmen. Diese Dauer-Zoosporangien sind den Dauerzellen von *Protomyces* wiederum sehr nahe vergleichbar, insofern in beiden das Protoplasma in eine Mehrzahl von Reproductionszellchen getheilt wird; die Schwärmerqualität dieser in dem einen, der Mangel autonomer Beweglichkeit in dem andern Falle würden keine schwer wiegende Differenz ausmachen. Ein weit grösserer Unterschied aber liegt darin, dass die Zoosporen, wenigstens bei *Cl. Pseudacori*, nicht copuliren — es müsste dies denn etwa nach ihrem Eindringen in die Nährpflanze geschehen, was ich nicht entscheiden konnte. Hierin liegt ein Hauptbedenken gegen den Anschluss von *Protomyces* an *Cladochytrium*, und in der Gesammtheit der hervorgehobenen Differenzen und Bedenken der Grund für die ausgesprochene Reserve. Fernere Untersuchungen werden die Reihe der Uebergangsformen vielleicht vervollständigen, vielleicht auch nicht, jedenfalls ist ihnen die definitive Entscheidung vorzubehalten. Nach dem heutigen Stande der Kenntnisse ist es aber wenigstens erlaubt, die Ustilagineen durch *Entyloma*, *Protomyces* und *Cladochytrium* an die Chytridieen anzuschliessen und ein anderer Anschluss ist nicht aufzufinden. Die Ustilagineen stellen hiernach ebenfalls eine Nebenreihe im Gesammtsystem dar, welche sich von einem Gliede der Chytridieen-Gruppe abzweigt und mit *Ustilago*, resp. *Sorisporium* und *Urocystis* ihre Höhepunkte erreicht.

Es bleiben schliesslich noch übrig die Formen, welche ihrer Gestaltung nach mit Nägeli als Sprosspilze bezeichnet werden können. Der Name Sprosspilze bezeichnet allerdings zunächst nur eine bestimmte Wuchs- und Structurform, ohne Rücksicht auf deren natürliche Verwandtschaft, etwa wie Fadenpilze, Hutpilze, Gallertpilze u. a. oder an anderen Stellen des Pflanzenreichs Bäume, Kräuter und Sträucher; und es ist bekannt, dass es Species gibt, welche unter bestimmten Bedingungen in dieser, unter anderen in anderer Wuchsform auftreten und aus der einen in die andere wechselsweise übergehen können, wie *Mucor racemosus* und *Dematium pullulans*.[1]) Letzterm kann noch hinzugefügt werden *Dematium*

[1]) Formen dieser Gruppe sind, als intracellulare Parasiten, anscheinend sehr verbreitet in den Laubtheilen wasserbewohnender Pflanzen. Wallroth's *Physoderma maculare* und Fuckel's *Protomyces Heleocharidis* z. B. gehören sicher zu denselben. Vgl. Bot. Zeitg. 1874 p. 106. Vielleicht kommt eine und dieselbe Species in verschiedenen Arten von Phanerogamen vor.

[1]) Vgl. Handb. d. physiol. Bot. II. p. 183 und Löw, in Pringsheim's Jahrb., Bd. VI, pag. 467.

vulgare = *Cladosporium herbarum*, wenn nicht sogar beide Formen identisch sind. Es gibt aber Pilzspecies, wie die Arten von *Saccharomyces*, [1]) bei welchen die in Rede stehende Wuchsform erblich constant und exclusiv ist, und für diese ist die systematische Stellung hier zu discutiren. Was man von ihren morphologischen Verhältnissen weiss, geht über das Gesagte wenig hinaus; nur tritt bei den *Saccharomyces*-Arten zu den vegetativen Sprossungen noch die Bildung jener von Reess als Asci bezeichneten Sporenmutterzellen hinzu, in welchen wiederum sprossende Sporen gebildet werden.

Handelt es sich nun darum, einen Anschluss dieser Sprosspilze an andere zu bestimmen, so kann derselbe nur bei solchen Gruppen gesucht werden, bei denen sowohl die sprossende Wuchsform als auch gleiche oder ähnliche Sporenbildung bekannt ist. Das gilt für zwei der oben besprochenen, nämlich die Mucorinen und die Ascomyceten. Was man von den Sporangien bei *Saccharomyces* kennt, lässt diese gleich zutreffend sowohl minimal klein gewordenen Mucorsporangien als auch kleinen Ascis vergleichen, z. B. jenen von *Eurotium*, *Onygena*, *Exoascus*. Ihren sonstigen morphologischen Eigenschaften nach gleichen die Sprosspilze in hohem Grade bestimmten Ascomyceten, zumal wiederum *Exoascus*, oder bestimmten Zuständen von solchen; ich erinnere nur an die Sprossungen bei der Sporenkeimung von *Bulgaria inquinans*, *Dothidea ribesia* [2]) und wiederum an *Dematium* und *Cladosporium herbarum*, welch' letzteres doch wohl sicher einem Pyrenomyceten zugehört, wenn auch die Species derzeit unsicher ist. [3]) Jedenfalls ist diese Uebereinstimmung mit Ascomyceten weit grösser als jene mit Sprossformen von *Mucor*. Und die rein physiologische Aehnlichkeit mit diesen, welche manche Saccharomyceten als Erreger von Alkoholgährung zeigen, kann hier grundsätzlich nicht in Betracht kommen, betrifft übrigens auch nicht alle Sprosspilze.

Der Anschluss an Ascomyceten ist daher für die in Rede stehende Gruppe vorwiegend wahrscheinlich. Wird er angenommen und werden die oben gegebenen Erörterungen anerkannt, so können aber die Sprosspilze wiederum nicht als Anfangsformen der Ascomycetenreihe betrachtet werden, sondern nur als sehr reducirte Abkömmlinge dieser, deren Gestaltungsprocess auf bestimmte, erblich constant gewordene Erscheinungen eingeschränkt ist, welche bei den höheren Formen nur als Conidienbildungen vorkommen, und bei welchen Asci selten und gleichsam nur als rudimentäre Reminiscenz, oder gar nicht auftreten. —

---

[1]) Rees, Botan. Unters. über die Alkoholgährungspilze. Leipz. 1869.

[2]) Vergl. Handb., p. 153.

[3]) Vgl. Bauke, Beitr. z. Kenntniss d. Pycniden, N. Act. Leop. Carolin., Bd. 38 (1876) und Botan. Ztg. 1877.

Zum Schlusse dieser Auseinandersetzung noch einige allgemeine Bemerkungen über regressiv entwickelte oder »reducirte« Species, von welchen im Vorstehenden oft die Rede war. Wie schon in der citirten Arbeit von 1879 auseinandergesetzt wurde, ist eine Tremellinenform im Vergleich mit einer aecidienbildenden Uredinee einfacher, weil ihr der höchstgegliederte Entwicklungsabschnitt dieser, das Aecidium, fehlt und ihr nur eine Conidienform zukommt. Stellt man sich vor, erstere sei aus letzterer entstanden, so ist mit dieser Entstehung ein Rückschritt in der Gliederung des Entwicklungsgangs eingetreten. Dasselbe gilt, wenn man die Sprosspilze von den Ascomyceten ableitet u. s. w. Einen solchen regressiven Entwicklungsgang zu statuiren, widerstrebt einigermaassen den üblichen Vorstellungen über phylogenetische Entwicklung. Denn es ist ja zwar eine nicht ungewöhnliche Erscheinung, dass durch Anpassung an besondere Lebensbedingungen in der vegetativen Ausbildung bestimmter Species und Gruppen ein Rückschritt, eine Reduction eintritt, wie bei thierischen und phanerogamen Parasiten, bei submersen Wasserpflanzen. Allein in diesen Fällen pflegen sich die Fortpflanzungsorgane und -Processe der betreffenden Pflanzen auf gleicher Höhe mit denen anders angepasster und reicher gegliederter Verwandter zu halten und gerade hierdurch bleibt die Verwandtschaft evident und wird ein Rückschritt in der Gesammtentwicklung gewissermaassen verhindert. Solche Fälle stehen daher in keinerlei Widerspruch mit der Vorstellung, nach welcher Formen reicheren Gesammtentwicklungsganges in progressiver Folge aus einfacheren hervorgehen oder, rein objectiv ausgedrückt, sich an solche anreihen; — einer Vorstellung, welche ja auch für die grossen Hauptreihen der Organismen unzweifelhaft feststeht.

Anders verhält es sich mit den hier in Rede stehenden Fällen, weil es sich bei denselben nicht um vegetative Reduction handelt, sondern um Ausschaltung ganzer, und zwar höchstgegliederter Entwicklungsabschnitte, welche gerade in charakteristischen Fortpflanzungsprocessen ihren prägnantesten Ausdruck erhalten. Dass dabei auch die Sexualität, resp. ein Verlorengehen derselben, in Betracht kommt, ist an und für sich bemerkenswerth genug, aber für den Kern der Sache gleichgültig. Denn was wir über die Sexualität wissen, ist nicht mehr als eine, wenn auch noch so grosse Reihe von Erfahrungsthatsachen. Nicht minder sichere Erfahrungen aber haben erwiesen, dass der sonst gleiche Entwicklungsgang je nach Species mit oder ohne sexuelle Processe ablaufen kann. Das lehren die apogamen Farne und die Saprolegnieen.

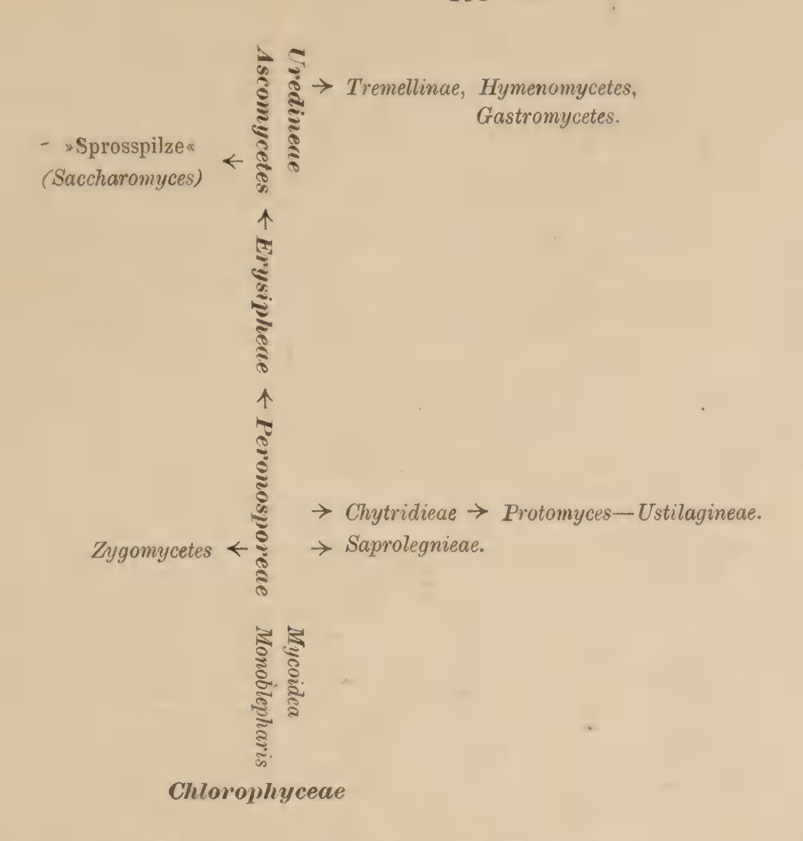
Darf man hiernach auch, wenn nöthig, von der Sexualität absehen, so ist doch, gegenüber der Thatsache des Vorherrschens progressiver Entwicklung der Species, gegen die

Annahme einer Regression ein begreifliches Widerstreben vorhanden und für jeden Einzelfall Vorsicht geboten. Principiell steht solcher Annahme allerdings auch nichts entgegen, denn so gut die Ausbildung einer Blattlamina oder eines Gefässbündelsystems ausbleiben und dieses Ausbleiben in einer Speciesgruppe erblich constant sein kann, muss solches erblich werdende Ausbleiben auch für bestimmte Form der Fructification als möglich statuirt werden. Dass es letztere gewöhnlich nicht betrifft, ist wiederum eine Erfahrungsthatsache, aber keine principiell zu begründende Nothwendigkeit. Das ist a priori klar, es kam aber doch darauf an, zu untersuchen, ob von der herrschenden Regel auch thatsächliche Ausnahmen gefunden werden. Einen solchen, speciell in die hier betrachtete Reihe von Erscheinungen gehörigen Fall stellte die in der Arbeit von 1879 discutirte *Chrysomyxa Abietis* dar. Das Studium der Saprolegnieen hat diesem neue sichergestellte hinzugefügt. Ist aber einmal die regressive Entwicklung für eine Species festgestellt, so steht der Annahme solcher für eine Gruppe verwandter Species nichts im Wege, wenn die Thatsachen dazu stimmen. Und ebensowenig wird dann die weitere Annahme bestritten werden, dass aus einem regressiv entstandenen Anfang auf in neuer Richtung progressivem Wege eine neue Formenreihe hervorgehen und hohe und reiche Ausbildung erreichen kann.

Dass es auch Fälle gibt, in welchen letzteres nicht eintritt, sondern die Regression auf einzelne Species beschränkt bleibt, welche dann als unvollkommene, morphologisch herabgekommene Glieder ihrer Systemabtheilung erscheinen, zeigt z. B. *Saprolegnia torulosa.* Aus anderen Abtheilungen mögen vielleicht einzelne bekannte, immer nur mit Conidienbildung beobachtete Formen hierher gehören. Ich habe in der letztcitirten Arbeit von 1879 schon auf solche wie *Uredo Symphyti* hingewiesen und möchte hier beispielsweise nur noch das *Oidium lactis* nennen. Man muss aber mit der Beurtheilung solcher Fälle äusserst vorsichtig sein, weil die anscheinende Unvollkommenheit auch lediglich in unserer Unkenntniss ihren Grund haben kann; dafür liefert die neuere Geschichte der Mycologie Belege genug.

Die vorgetragenen Anschauungen mögen in der auf der folgenden Seite stehenden kleinen Tabelle recapitulirt werden, welche einer Erklärung hier wohl nicht mehr bedürftig ist.

Die allgemeine Systematik der Pilze hat in neuerer Zeit von anderer Seite mehrere Bearbeitungen erfahren, welche schliesslich noch kurz besprochen sein mögen. Zunächst ist die bekannte Eintheilung der Thallophyten in Sachs' Lehrbuch und die auf ähnliche Grundanschauungen basirte Eintheilung von Cohn zu erwähnen, welche beide die Pilze nicht als zusammenhängende Gruppe behandeln, sondern dieselben in die Abtheilungen vertheilen, welche



sie auf Grund der Fruchtentwicklung bei den Thallophyten überhaupt unterscheiden. Sie erreichen hierdurch eine geordnete Uebersicht, aber kein natürliches System, wie ich an anderem Orte zu zeigen versucht habe. [1])

Sodann hat van Tieghem [2]) eine kurze Uebersicht über eine von ihm gewählte Pilzeneintheilung gegeben. Gegen dieselbe ist nichts einzuwenden, weil Jedermann eintheilen kann, wie er will. Auf natürliche Verwandtschaften nimmt sie überhaupt nicht Rücksicht.

Winter's Pilzsystem [3]) schliesst sich in den hier allein zu discutirenden Grundanschauungen nahe an Brefeld's an, findet daher zugleich mit diesem seine Besprechung. Brefeld [4]) ist in ausführlicher Auseinandersetzung über die natürlichen Verwandtschaften der Pilze zu Resultaten gelangt, welche von den oben vorgetragenen erheblich abweichen. Sieht man von den auch bei ihm wenigstens sehr reservirt bei Seite gehaltenen Schizomyceten und Myxomyceten wiederum ab, so stellt er die Pilze in zwei Hauptreihen: »höhere«, Mycomyceten,

[1]) Bot. Ztg. 1881, 1.

[2]) Ann. sc. nat., 6. Sér., Tom. IV (1878).

[3]) Hedwigia 1879, Nr. 1.

[4]) Schimmelpilze III (1877).

und »niedere«, Phycomyceten. Die »höheren« umfassen die Basidiomyceten, Ascomyceten, Uredineen, Entomophthoren und Ustilagineen. Dieselben werden als nach einem gemeinsamen Stamme direct convergent betrachtet, resp. von diesem jede direct abgeleitet, dieser aber gefunden in nur »Conidien tragenden« Formen, von welchen lebende Repräsentanten derzeit nicht näher bekannt sind, und welche sich vielleicht an Sprosspilze als einfachste Form anschliessen.

»Niedere« Pilze sind die Zygomyceten, Peronosporeen, Saprolegnieen, wohl auch die nicht näher berücksichtigten Chytridieen. Ob dieselben mit den »höheren« vielleicht durch Vermittlung bestimmter Sprosspilze (*Saccharomyces*), vielleicht durch die der Entomophthoren in Verbindung stehen, bleibt unentschieden.

Die Frage nach der Stellung der Pilze im Gesammtsystem, ihr Anschluss also an Nichtpilze bleibt für die »höheren« fast unberührt, für die »niederen« wird der Annahme, dass sie »chlorophyllfreie Algen« seien und zu Siphoneen in verwandtschaftlicher Beziehung stehen, Berechtigung zuerkannt.

Innerhalb der Gruppe der »höheren« werden zweierlei Basidiomyceten angenommen mit zweierlei Anschluss resp. Ursprung; nämlich erstens die Tremellinen mit den Clavarieen, welche mit den Uredineen, und zweitens die übrigen, welche mit den Ascomyceten gemeinsamen Stamm haben. Letzterer wird gefunden in P y c n i d e n, aus welchen einerseits die Ascomyceten hervorgehen, andererseits die Gastromyceten, und zwar von diesen zunächst Lycoperdaceen als Stammformen der übrigen Gastromyceten sowohl wie der Hymenomyceten.

Da das Gesammtsystem aus der Zusammenfügung seiner einzelnen Abschnitte zu Stande kommt, so hat auch die Beurtheilung diese zuerst ins Auge zu fassen.

Bezüglich der »niederen« sind die Differenzen zwischen B r e f e l d's und meinen Anschauungen theils schon oben, bei *Entomophthora*, besprochen worden, theils minder wesentlich, sie brauchen daher hier nicht weiter berührt zu werden.

Von B r e f e l d's Ansichten über die Verwandtschaftsbeziehungen der »höheren« ist zunächst die auf die Hymenomyceten bezügliche zu bestreiten. Mit dem Anschluss der Clavarieen an Tremellinen und dieser an Uredineen bin ich natürlich einverstanden. Die Abtrennung der anderen Hymenomyceten aber und ihr Anschluss an Lycoperdaceen lässt sich nicht rechtfertigen. Es wurde oben schon hervorgehoben, dass die ganzen derzeit statuirten Unterschiede zwischen den einzelnen Typen aller Hymenomyceten in der Gestaltung der Fruchtträger liegen und eine unbefangene Vergleichung zeigt doch deutlich, dass diese von allen Seiten her gegen die einfachen Formen der Clavarien, Thelephoreen, Merulien hin

convergiren. Die Stammformen, von welchen alle abzuleiten sind, werden daher auch unter diesen einfacheren zu suchen sein. Brefeld dreht die Sache um und lässt die Hymenomycetenreihen convergiren nach den angiocarpen Agaricinen, deren prägnantester Typus die Amaniten sind. In den Erscheinungen, welche bekannt sind von den doch jedenfalls hier zuerst in Frage kommenden Formen selbst, liegt hierfür kein Grund, denn die Thatsachen stimmen viel ungezwungener mit der anderen Anschauung überein; auch die angiocarpe Entwicklung der Fruchtträger bei den ihrzufolge höchstgegliederten Hymenomyceten. Der Grund muss daher wo anders gesucht und kann kaum wo anders gefunden werden, als in der Absicht des Autors, die Hymenomyceten an Gastromyceten als Stammformen anzuschliessen. *Amanita*, der sich die hemiangiocarpen Formen nach der Entwicklung der Fruchtträger anreihen, ist angiocarp, die Gastromyceten auch, die Absicht erreicht.

Wie und wo schliessen sich nun zweitens diese Angiocarpi an Gastromyceten an? Antwort an Lycoperdaceen; von diesen aus divergiren sie sowohl, wie die übrigen Gastromyceten-Gruppen. Es kann nun kein Zweifel sein, dass letztere sämmtlich nahe mit einander verwandt sind; alle convergiren aufs deutlichste, aber doch wahrhaftig nicht nach den hochgegliederten Lycoperdaceen zu, sondern mit diesen nach den Hymenogastreen; alle bekannten, mit Ausnahme von *Tulostoma*, sind letzteren in der Jugend im Wesentlichen gleich gebaut und verdanken ihre besonderen Eigenschaften nachherigen, meist erst nach der Sporenbildung auftretenden Gewebedifferenzirungen. *Tulostoma* selbst weicht allerdings, nach Schröter, von den übrigen ab, steht aber doch den Lycoperdaceen so nahe, dass es nicht mehr als eine »anomale« Seitengruppe dieser darstellt, wie solche bei vielen anderen Familien des Pflanzenreichs ja auch vorkommen. An der nahen Zusammengehörigkeit der Hymenomyceten mit Gastromyceten wird auch niemand zweifeln und wenn man den Anschluss zwischen beiden gerade bei den Hymenogastreen einerseits und den Boleten, Merulien u. s. w. andererseits sucht, so stimmt das mit den bekannten Thatsachen. Wie derselbe aber mittelst der angiocarpen Hymenomyceten gerade an Lycoperdaceen vermittelt werden soll, dafür fehlt jeder Anhalt; zwischen beiden Gruppen besteht in allen hier heranzuziehenden Verhältnissen eine durch nichts überbrückte Kluft.

Die Gründe für jenen Anschluss an die Lycoperdaceen liegen demnach wiederum nicht in den Thatsachen, welchen sie zunächst hätten entnommen werden sollen. Um sie zu verstehen, muss man weiter gehen und beachten, dass sich *Tulostoma* den Lycoperdaceen anschliesst, und der Autor beabsichtigt, an *Tulostoma* die Formen *Pilacre* und *Ptychogaster*, und durch diese die Basidiomyceten an Pycniden und »Conidien tragende Stammformen«

anzuschliessen. Ohne Einschaltung der Lycoperdaceen an bezeichneter Stelle ginge das nicht. Es geht aber auch nicht mit dieser Einschaltung und selbst wenn alles bis hierher Bestrittene zugegeben würde. *Pilacre* und *Ptychogaster* [1]) sind Formen, welche mit *Tulostoma* darin übereinstimmen, dass sie in den Lücken eines Geflechts von Hyphen, an Zweigenden dieser, terminal und seitlich je mehrere Sporen simultan abschnüren. Nach Cornu würde es sich bei *Ptychogaster* sogar nicht einmal um einen »Abschnürung« zu nennenden Process handeln. Jene Zweigenden sind den eigenthümlichen Basidien von *Tulostoma* allerdings ähnlich, doch haben diese auf den Namen typischer viersporiger Basidien allen Anspruch, während sich die abschnürenden Enden jener beiden Formen nach Gestalt und unregelmässiger Zahl und Anordnung der Sporen nur von ferne mit solchen vergleichen lassen — nicht mehr und nicht weniger wie jedes andere simultan mehrere Sporen abschnürende Hyphenende. Mit dieser Uebereinstimmung und etwa der Gesammtgestalt des Sporen bildenden Körpers ist die Aehnlichkeit zwischen *Pilacre*, *Ptychogaster* und *Tulostoma* zu Ende. Dieses hat reiche Lycoperdaceen-Structur und -Differenzirung, jene den einfachen Bau büschelig vereinigter Conidienträger, etwa der *Penicillium-Coremium*-Form; eine »Peridie« ist nicht vorhanden, sondern nur eine filzige Oberflächenschicht, bestehend aus den über die Sporen tragenden hinaus verlängerten Endverzweigungen der das Büschel bildenden Hyphen. Von einer directen näheren Uebereinstimmung mit *Tulostoma* kann daher nicht die Rede sein und Uebergangsformen sind nicht bekannt. Ein Grund, *Pilacre* und *Ptychogaster* an *Tulostoma* anzuschliessen, ist daher nach den Gestaltungserscheinungen nicht vorhanden; nach dem Entwicklungsgang auch nicht, denn dieser ist für jene beiden zur Zeit unbekannt. Beide Formen sind ihrer Stellung und Zugehörigkeit nach zweifelhaft, und wie Tulasne hervorhebt, auf Grund der wenigen über sie bekannten Daten, am besten noch vermuthungsweise für Conidienträger von Ascomyceten zu halten, nach Cornu und einer älteren Andeutung bei Fries für Entwicklungsglieder von Hymenomyceten. Sei dem wie ihm wolle, Glieder des Systems, durch welche eine Anknüpfung an Lycoperdaceen möglich wäre, sind sie nach den bekannten Thatsachen nicht.

Was andererseits die Pycniden betrifft, so ist darüber wohl kein Wort zu verlieren nothwendig, dass dieselben nach Bau und Gestaltung den Lycoperdaceen sowohl, wie den Formen *Ptychogaster* und *Pilacre* so unähnlich sind, als unter Pilzen möglich, und daher auf Grund jener den genannten Formen nicht angeschlossen werden können. Wo die Pycniden im Systeme stehen, kennt man. Man weiss, dass jedenfalls viele derselben in den Entwicklungskreis von

[1]) Vgl. Tulasne, Annales sc. nat., 5. Ser., Tom. IV (1865), p. 290, 296 u. Tom. XV (1872). Ferner: Cornu, in Bulletin Soc. bot. de France, Tom. XXIII, p. 359.

Ascomyceten-, besonders Pyrenomyceten-Species, als Glieder desselben gehören; und zwar wird man sie für nichts anderes zu halten haben, als für Behälter von Conidien, näher vergleichbar, selbst homolog wohl den Conidienlagern (Uredo- und Teleutosporen) von Uredineen. Diese ihre Zugehörigkeit zu Ascomyceten-Species ist nach der Gesammtheit der von Tulasne dargestellten Thatsachen und nach den Detailuntersuchungen von Bauke[1]) ausser Zweifel. Es wird hieran nichts geändert durch die Erfahrung, dass in bestimmten Fällen, z. B. dem von *Cicinnobolus*, Irrthümer vorgekommen sind über die Ascusform, zu welcher eine bestimmte Pycnidenform gehört; solche Irrthümer dürften, der Natur des Gegenstandes nach, auch fernerhin noch für einzelne Fälle nachgewiesen werden. Es wird an jener Zugehörigkeit ferner nichts geändert durch die Thatsachen, dass man von vielen Pycniden die zugehörige Ascusform noch nicht kennt und dass man solche kennen gelernt hat, welche sich in den Culturen durch lange Zeit und viele Generationen nur gleichförmig aus ihren Sporen reproducirten. Ersterer Umstand wird grossentheils in dem riesigen Umfang des noch zu bewältigenden Formenmaterials seinen Grund haben; letzterer wohl auch zum guten Theil in dem Culturverfahren, denn es ist ja auch für andere Conidienformen von Ascomyceten bekannt, dass sie sich leicht und unter sehr verschiedenen Bedingungen gleichförmig reproduciren, während für die Production ihrer Ascusfrucht jedesmal ein Substrat sehr bestimmter Qualität erforderlich ist.

Es könnte aber auch daran gedacht werden, dass es Pycnidenformen geben mag, welche die zugehörige Ascusform verloren haben und für sich fortbestehen, vergleichbar also der *Chrysomyxa Abietis*. Es ist wohl gut, in dieser noch nicht genügend entwirrten Gruppe von Formen mit solcher Annahme vorsichtig zu sein, aber sie mag einmal zugegeben werden. Wir hätten alsdann Pycniden-Species, wie wir in *Leptopuccinien* und *Chrysomyxa Abietis* Teleutosporen-Species haben. Ihre Stellung im System können wir bestimmen und auf Grund bekannter Thatsachen erklären. Auch für Stamm- oder Anknüpfungsformen könnten sie gehalten werden, so gut wie dies für *Chrysomyxa* versucht wurde. Nur müssen dann auch für die Anknüpfung durch den Nachweis von Uebergangsformen nach irgend einer Richtung überzeugende Gründe beigebracht werden. An diesen fehlt es aber, wie gezeigt wurde, gänzlich.

Kommen wir endlich zu den »Conidien tragenden Stammformen«, von welchen Brefeld die Pycniden, wohl auch *Ptychogaster*, die Uredineen, Entomophthoren und Ustilagineen ab-

---

[1]) Beitr. z. Kenntn. d. Pycniden, l. c.

leitet, so sind diese nicht concreter Art, sie bestehen nur vermuthungsweise, entziehen sich also der sachlichen Discussion um so mehr, als das Gebäude, welches sie tragen sollten, schon ohne sie hinfällig ist.

Vorstehende Kritik könnte ungerecht erscheinen, weil Brefeld betont, dass er mit der Bezeichnung Stammformen niemals jetzt lebende Pflanzenformen meine, und wenn er auf jetzt lebende Bezug nähme, damit nur ausdrücken wolle, er halte diese für die der wirklichen Stammform am nächsten stehend. Wenn man sich auf dem Boden der Thatsachen halten will, so kann man in unserer Frage jedenfalls nur auf bekannte Formen Bezug nehmen. Solche könnten vielleicht ausgestorben, aber durch ihre erhaltenen fossilen Reste hinreichend bekannt sein. Auf anderen Formengebieten ist das ja vielfach der Fall. Von den Pilzen kennen wir aber bekanntlich keine für die in Rede stehenden Fragen irgend brauchbare fossile Reste. Wir wissen nicht einmal, ob es je Formen gegeben hat, welche von jetzt lebenden wesentlich differiren. Wir haben uns daher lediglich an die Vergleichung der lebenden Formen zu halten. Andernfalls gerathen wir auf das Gebiet der Phantasie, welches mit den »Conidien tragenden Stammformen« schon berührt wurde, auf welches aber diese Discussion nicht ausgedehnt werden soll.

Der vorstehende Classificationsversuch geht von den bekannten lebenden Pilzen aus, nimmt auf andere nicht Rücksicht und sucht mit diesem Material auf inductivem Wege die Verwandtschaften der einzelnen Hauptgruppen und besonders die Anschlusspunkte der Pilze an Nichtpilze zu bestimmen. Durch die Feststellung der letzteren erhält das natürliche System der Pilze überhaupt erst einen sicheren Halt. Einen endgültigen Abschluss erreicht zu haben bildet sich der Verfasser nicht ein, dafür sind die bekannten Materialien nicht ausreichend. Auf die schwachen Punkte wurde gelegentlich des Anschlusses der Uredineen, Chytridien, Ustilagineen u. s. w. zur Genüge aufmerksam gemacht. Dass der Verfasser auf dem Standpunkte der Descendenztheorie steht, ist ersichtlich. Allein die vorgetragenen Anschauungen behalten auch ihre volle Geltung, wenn man statt von Abstammungsverwandtschaft nur von Aehnlichkeit der ontogenetischen Entwicklung redet. Das erweist wenigstens im allgemeinen die Richtigkeit der befolgten Methode, mag das Ergebniss nun durch neue Thatsachen mit der Zeit bestätigt oder berichtigt werden.

Erklärung der Tafeln.

(Die Ziffern in Klammern geben die Vergrösserung an.)

Tafel I.

Fig. 1—19. *Pythium de Baryanum.* Aus Culturen im Hängetropfen. (Fig. 2—8 u. 17 Vergr. 600; die übrigen 375—400.)

Fig. 1. Thalluszweige mit zwei Oogonien. *a.* mit Zweigantheridium; Befruchtung vorüber. — *b.* anscheinend mit krummem, das Oogon tragenden Stielantheridium; es war jedoch nicht ganz klar und konnte bei der fixirten Lage des Exemplars nicht sicher entschieden werden, ob nicht das Oogon etwa von dem rechts unterhalb angrenzenden Thallusaste entspringt. Im Oogon *b.* die Ballung des Eies eben fertig, das Antheridium hat den Befruchtungsschlauch getrieben. Beobachtet am 9. Mai, 11 Uhr Vormittags.

Fig. 2—7. Successive Zustände des Exemplars *b.* — Fig. 2. 11 Uhr 30 Minuten Vormittags.

Fig. 3. 12 Uhr: Plötzliche Zurückziehung des Gonoplasma von der Wand.

Fig. 4. 12 Uhr 15 Minuten: Die zwei Portionen des Gonoplasma wieder zu einer gruppirt.

Fig. 5. 12 Uhr 50 Minuten: Uebertritt des Gonoplasma beginnend.

Fig. 6. 2 Uhr 40 Minuten: Uebertritt der letzten Gonoplasmakörnchen.

Fig. 7. 6 Uhr Nachmittags: Oospore schon derbwandig; Antheridium mit wandständigem Periplasma.

Fig. 8. Das Oogon *a.* der Fig. 1, am 11. Mai Vormittags: Oospore reif; von dem Antheridium nur noch ein Rest sichtbar. — *b.* der Fig. 1 hat dieses Reifestadium am 13. Mai erreicht.

Die beiden oberen freien Zweigenden der Fig. 1 schwollen am 10. Mai kugelig an und gliederten sich als »Conidien« durch je eine Querwand ab.

Fig. 9. Thallusstück mit einem bereits befruchteten, von krummem Stielantheridium getragenen Oogon *a.*, und einem erst angelegten, *b.* Dieses steht intercalar, ist eben durch Querwände abgegrenzt; Antheridium fehlt noch. 12 Uhr 30 Minuten.

Fig. 10. *b.* der vorigen Figur um 2 Uhr 30 Minuten: Ballung des Eies und Antheridium unter dem Oogon vorhanden, letzteres mit conischem Befruchtungsschlauch das Ei berührend.

Fig. 11. Dasselbe um 4 Uhr 30 Minuten. Um 5 Uhr erfolgte die Contraction des Gonoplasma.

Fig. 12. Entwicklungsstadien eines von krummem Stielantheridium getragenen terminalen Oogoniums; *a.* um 3 Uhr, *b.* um 4 Uhr 45 Minuten. — Unter dem Antheridium ein antheridienähnlicher (?) Seitenzweig, der sich nicht weiter veränderte.

Fig. 13. Thallusast mit zwei intercalaren Oogonien, beide schon befruchtet; *a.* durch ein vom selben Aste entspringendes Zweigantheridium; *b.* von einem Antheridium, welches an einem benachbarten anderen Aste entstanden ist.

Fig. 14. Verzweigter Thallusast mit drei zu Oogonien anschwellenden Zweigenden. Oogonien noch nicht abgegrenzt. 12 Uhr Mittags. — Alle drei Oogonien erhalten nachher gerade Stielantheridien. Das Oogon *c.* ist um 2 Uhr 45 Minuten durch eine Querwand abgegrenzt.

Fig. 15. Stellt dasselbe um 5 Uhr 45 Minuten dar: Antheridium abgegrenzt, Befruchtungsschlauch beginnend, Ei in Ballung.

Fig. 16. *a.* von Fig. 14 um 5 Uhr 45 Minuten. — *b.* verhält sich ebenso.

Fig. 17. Intercalares Oogon mit einem intercalaren geraden Antheridium während der Entleerung dieses. 5 Uhr 30 Minuten Nachmittags. — Um 5 Uhr hatte die Contraction des Gonoplasma stattgefunden; um 5 Uhr 45 Minuten war der Uebertritt dieses zu Ende.

Fig. 18. Intercalares, durch zwei mit ihm von demselben Tragfaden entspringende Zweigantheridien befruchtetes Oogon.

Fig. 19. Zwei successive Entwicklungsstadien eines terminalen, durch ein Zweigantheridium zur Seite gedrängten Oogoniums: *a.* um 2 Uhr 45 Minuten, *b.* um 4 Uhr Nachmittags. Um 6 Uhr war das Antheridium und die Ballung des Eies fertig.

Fig. 20 u. 21. *Pythium proliferum.*

Fig. 20. (375.) Intercalares Oogon, befruchtet durch zwei beiderseits neben ihm vom selben Träger entspringende Antheridien und ein drittes, welches von einem andern, benachbarten Thallusfaden seinen Ursprung nimmt.

Fig. 21. (600.) Intercalares Oogon während des Uebertrittes des Gonoplasma aus dem angrenzenden Antheridium. Auf der anderen Seite ein unentwickelt bleibender Antheridium-Anfang. 11 Uhr 10 Minuten Vormittags. — Um 1 Uhr Uebertritt des Gonoplasma beendigt. Um 2 Uhr Kernfleck in der Oospore deutlich.

Fig. 22—26. *Artotrogus hydnosporus.*

Aus Hängetropfenculturen in *Lepidium*-Cotyledonen; Oogonien entwickelt an Zweigen des Pilzes, welche aus dem Substrat hervorgewachsen und in dem Wassertropfen ausgebreitet sind. (600.)

Fig. 22. Fadenstück mit einem oben abgegrenzten intercalaren Oogon. Antheridium noch nicht abgegrenzt. 4 Uhr Nachmittags. — Um 5 Uhr 30 Minuten ist das Antheridium unter dem Oogon durch eine Querwand abgegrenzt, bei *a.*, und die Ballung des Eies beginnt.

Fig. 23. Dasselbe Oogon, 6 Uhr 30 Minuten: Gonoplasma in der Antheridie *a.* zu einem spindelförmigen Ballen zusammengezogen. Ei anscheinend fertig.

Fig. 24. Dasselbe: Gestaltveränderung des Gonoplasma. 6 Uhr 45 Minuten.

Fig. 25. Dasselbe, 7 Uhr: Uebertritt des Gonoplasmaballens in das Ei. Der Uebertritt war um 7 Uhr 45 Minuten fertig; ein Befruchtungsschlauch nicht deutlich erkennbar. Der Inhalt der cylindrischen Zelle über dem Oogon trat nicht in das Ei über, während letzteres, binnen 36stündiger Beobachtung, normal weiter reifte.

Fig. 26. Kleines Oogon mit fast reifer Oospore, intercalar, mit angrenzendem keulenförmigen, einen sehr deutlichen leeren Befruchtungsschlauch zeigenden Antheridium.

Tafel II.

Fig. 1 und 2. *Achlya prolifera.*

Fig. 1. (40.) Oogonientragender Faden zwischen zwei Nebenasttragenden. Ersterer ist von den Nebenästen dicht umstrickt, was bei der schwachen Vergrösserung nur angedeutet werden konnte.

Fig. 2. (230.) Zwei Oogonien, *a.* und *b.*, verschiedenen Hauptfäden entstammend, umschlungen von Nebenästen, welche von einem dritten Hauptfaden kommen. *a.* intercalar, mit fertigen Eiern; bei *b.* ist die Ballung an nur zwei Eiern im Gange.

Fig. 3—5. *Pythium megalacanthum.*

Fig. 3, 4. (250.) Aus einer Hängetropfencultur; aus dem Substrat (*Lepidium*) hervorgewachsene, auf dem Objectträger ausgebreitete Fäden, theils Oogonien, theils Antheridien tragend; beiderlei Organe noch jung. In Fig. 3 entspringen zwei Antheridien dicht bei einander an demselben Aestchen, ein drittes an einem anderen. Der Zustand gezeichnet um 5 Uhr Abends; um 10 Uhr 45 Minuten die Ballung des Eies im Gange.

Fig. 5. (375.) Oogonium mit fertigem Ei und einem Antheridium; Befruchtung fast zu Ende.

Fig. 6—15. *Pythium gracile.*

Successive Zustände eines, in einer Epidermiszelle des Randes eines Cotyledon von *Camelina sativa* liegenden Oogoniums mit Antheridium. Fig. 15 830 mal, die übrigen etwas schwächer vergrössert.

Fig. 6. 13. August, 7 Uhr Abends: Oogon erwachsen. Antheridienzweig angelegt, Antheridium noch nicht abgegrenzt. Im Oogonium findet lebhafte Verschiebung der Körnchen statt; dieselben gruppiren sich oft zu grösseren Portionen, welche durch helle Streifen getrennt werden, wie wenn Zelltheilung vorbereitet würde, jedoch in stetem Wechsel.

Fig. 7. 7 Uhr 30 Minuten: Antheridium durch Querwand abgegrenzt, mit feinkörnigem Protoplasma und Vacuolen. — Aus dem weit in das angrenzende Gewebe verfolgbaren Tragfaden wandert das Protoplasma nach rückwärts, in andere, nicht deutlich sichtbare Aeste hinein.

Fig. 8. 8 Uhr: Ballung des Eies beginnend schon seit 7 Uhr 30 Minuten. Die Körner im Oogon fliessen zu grösseren zusammen und treten wechselnd von der Wand zurück und wieder an diese. Eine sehr zarte Periplasmaschicht bleibt aber an der Wand bis zuletzt sichtbar.. Im Antheridium fliessen die Körnchen auch zu grösseren zusammen, welche in die Mitte rücken; dünne Periplasmaschicht wandständig bleibend.

Fig. 9. 9 Uhr: Dieselben Processe sind weiter vorgeschritten. Ei ringsum gleichförmig grobkörnig.

Fig. 10. 10 Uhr 10 Minuten: Am Ei ist ein heller Empfängnissfleck sichtbar; am Antheridium der Befruchtungsschlauch und dichtere Ballung der Gonoplasmakörner.

Fig. 11. 10 Uhr 25 Minuten: Uebertritt des Gonoplasma. Ei durch den Schlauch an die gegenüberliegende Seite des Oogons gedrängt.

Fig. 12. 10 Uhr 55 Minuten, und

Fig. 13. 11 Uhr 30 Minuten, letzte Stadien des Gonoplasma-Uebertritts.

Fig. 14. 14. August, 10 Uhr Vormittags: Antheridium leer, sehr zart umschrieben. Die mit derber Membran und Kernfleck versehene Oospore hat sich derart vergrössert, dass sie den kugeligen Theil des Oogons völlig ausfüllt.

Fig. 15. 15. August Vormittags: Oospore reif. Membran hell gelblich.

Fig. 16—20. *Peronospora arborescens (Papaveris dubii).*

Oogonien, in Längsschnitten durch den Blattstiel, im Hängetropfen cultivirt. Fig. 17 Vergrösserung 375, die übrigen Vergrösserung 600.

Fig. 16. Kleines Oogon mit Antheridium und reifer Oospore. Exosporium dieser sehr schwach entwickelt.

Fig. 17—21. Successive Zustände eines Exemplars.

Fig. 17. 8. Juni, 12 Uhr 15 Minuten Mittags: Ballung des Eies.

Fig. 18. 8. Juni, 2 Uhr 15 Minuten: Ballung fertig, Kernfleck, Befruchtungsschlauch die Oberfläche des Eies eben erreichend.

Fig. 19. 2 Uhr 30 Minuten: Befruchtungsschlauch an der Ansatzstelle am Ei blasig anschwellend. Er blieb so bis 2 Uhr 50 Minuten, wurde dann wieder schmal, um bis 3 Uhr dieselbe Form, welche er 2 Uhr 15 Minuten hatte, dauernd wieder anzunehmen.

Fig. 20. 6—7 Uhr Nachmittags: Beginn der Zusammenziehung des Periplasma zur Bildung des Exospors um das Ei. Dieses bereits mit derber Membran. — Der Process der Exosporbildung schreitet nun fort. Um 11 Uhr Nachts ist das Periplasma von mehr als der Hälfte der Oogonwand zurückgezogen. Am 9. Juni bildet es rings um die Oospore einen schmalen, körnigen Saum, der nur in der Nähe des Antheridien-Ansatzes noch die Wand des Oogons berührt. Am 10. Juni Vormittags gelbliche Färbung beginnend, Exospor noch körnig, überall von der Wand zurückgezogen.

Fig. 21. 10. Juni Abends: Exospor hellbraun, fast homogen, an seiner Aussenfläche zerstreute Körnerhäufchen. Wand des Eies völlig ausgebildet. Im Innern die Fettkugel, der helle peripherische Fleck u. s. w. fast fertig. Am 16. Juni war die Oospore wenig verändert, das Exospor noch glatter und homogener; Oogonwand und Antheridium blass und zart.

Fig. 22. *Peronospora effusa* aus dem Blatte von *Atriplex patulum.* (390.)

Fig. 22. Sehr kleines Oogon, mit halbreifer Oospore und Antheridium, welches, ohne das Oogon zu berühren, einen Befruchtungsschlauch getrieben hat. Vgl. S. 254.

Tafel III.

Fig. 1—8. *Peronospora arborescens (Papaveris dubii).*

Oogon mit Antheridium, in einem Intercellularraum des Blattstiels, in Hängetropfencultur dauernd beobachtet, (Vergrösserung 500.) Inhalt des Oogoniums war den 28. Juni 12 Uhr Mittags gleichförmig feinkörnig; dann begann das Zusammenfliessen der Körnchen zu grösseren Fettkugeln.

Fig. 1. 3 Uhr 15 Minuten Nachmittags: Diese grösstentheils fertig, gleichförmig im Raume des Oogons vertheilt.

Fig. 2. 5 Uhr: Ballung zum Ei begonnen; ist

Fig. 3. 6 Uhr 15 Minuten fortgeschritten.

Fig. 4. 9 Uhr: Ei fertig.

Fig. 5. 11 Uhr 45 Minuten bis 12 Uhr 30 Minuten Nachts: Befruchtungsschlauch auf die Eioberfläche aufgepresst.

Fig. 6. 29. Juni, 9 Uhr Vormittags: Ei mit derber Membran und Kernfleck, Fettkugeln kleiner und zarter umschrieben. Periplasma um das Ei zusammengezogen. Eine in dem Fig. 5 dargestellten Stadium in ihm aufgetretene Vacuole bleibt bis zuletzt (Fig. 8) an derselben Stelle erhalten.

Fig. 7. 30. Juni: Periplasma (Exospor) körniger. Im Innern des Eies hat die Sonderung in das feinkörnige Wandplasma und grosse centrale Fettkugeln begonnen.

Fig. 8. 1. Juli: Ei reif. Exospor rothbraun; bis zum 2. Juli wurde dasselbe noch schärfer contourirt, homogener und dunkler braun gefärbt.

Fig. 9—27. *Phytophthora omnivora.*

Fig. 9—11. Aus der Rinde von *Clarkia pulchella.* (600.)

Fig. 9. Erwachsenes Oogon und Antheridium, in ersterem die Fettkugeln gebildet.

Fig. 10. Dasselbe, vier Stunden später (in Hängetropfencultur). Ballung des Eies.

Fig. 11. Fast reifes Oogon mit seinem Antheridium.

Fig. 12. (140.) Oogon mit Antheridium in einer Spaltöffnungs-Nebenzelle von *Sempervivum spec.* Die Epidermis ist von der Aussenfläche gesehen, der gemeinsame Ursprungsort von Oogon und Antheridium liegt auf der abgekehrten Innenseite.

Fig. 13—20 (600) stellen successive in der Hängetropfencultur beobachtete Entwicklungszustände dieses Exemplars dar.

Fig. 13. 17. Juli, 10 Uhr Vormittags: Ballung des Eies fertig, Befruchtungsschlauch beginnend. Er hat

Fig. 14. 10 Uhr 40 Minuten, das Ei erreicht.

Fig. 15. 11 Uhr 30 Minuten: Beginn der festen Vereinigung.

Fig. 16. 12 Uhr 15 Minuten: Verschmelzung mit dem Ei, Durchtritt der Körnchenreihe.

Fig. 17. 2 Uhr: Ei mit fester Membran abgeschlossen, Empfängnissfleck noch sichtbar. Die Fettkugeln beginnen zu zerfallen.

Fig. 18. 18. Juli, Nachmittags.

Fig. 19. 21. Juli.

Fig. 20. 23. Juli: Oospore reif, Befruchtungsschlauch nicht mehr sichtbar.

Fig. 21—24. Anderes Exemplar aus einer Epidermiszelle von *Sempervivum spec.* in Hängetropfencultur. (600.) Ursprungsort des antheridientragenden Zweiges nicht deutlich.

Fig. 21. 18. Juli, 10 Uhr Vormittags: Ballung des Eies. Ein starker Periplasmastrang verbindet dieses mit der Ansatzstelle des Antheridiums.

Fig. 22. 12 Uhr 30 Minuten bis 2 Uhr 15 Minuten Nachmittags.

Fig. 23. 5 Uhr Nachmittags.

Fig. 24. 19. Juli. Das Exemplar reifte bis 22. Juli normal weiter.

Fig. 25—27. Aus der Epidermiszelle von *Clarkia*. (975.) Ursprungsort des Oogons von dem Antherium verdeckt.

Fig. 25. 1 Uhr 45 Minuten: Ei geballt, Befruchtungsschlauch ihm aufsitzend.

Fig. 26. 2 Uhr 25 Minuten: Schlauch mit dem Ei verschmolzen. Durchtritt der Körnchenreihe.

Fig. 27. 4 Uhr: Ei durch feste Membran abgeschlossen. Zerfall der Fettkugeln hat begonnen.

Fig. 28, 29. Befruchtetes Oogon von *Peronospora Alsinearum* aus dem Stengel von *Stellaria media*, in Hängetropfencultur. (375.)

Fig. 28. Exosporium braun, netzleistig, die Leisten übergehend in die farblosen Periplasmastreifen, welche die Wände blasiger Vacuolen bilden. 30. April.

Fig. 29. 1. Mai: Exospor fertig; die Vacuolenwände um das Ei dichter zusammengezogen und von der Oogonwand, bis auf geringe Reste, losgelöst.

Tafel IV.

Fig. 1—4. *Achlya prolifera.*

Fig. 1. (80.) Schlauchende mit fünf Zoosporangien und, weiter unten, drei Oogonien, von denen das unterste das jüngste ist und noch vor der Ballung der Eier steht. Alle drei Oogonien erhalten Nebenäste resp. Antheridien von benachbarten Hauptschläuchen her.

Fig. 2. Das in Fig. 1 mit *a.* bezeichnete Oogon 375mal vergrössert. Oogonwand mit Tüpfeln; von der unteren Querwand ragt eine zapfenförmige Verdickung bis zwischen die benachbarten Oosporen — kein Befruchtungsschlauch, sondern ein solider Cellulosezapfen. Auf der abgekehrten hinteren Seite aber liegt — ausnahmsweise nur — ein Antheridium an; der von diesem ausgehende Befruchtungsschlauch ist bei *n.* zu sehen. — Oosporen noch grob-fettkörnig.

Fig. 3. (375.) Oogonium an einem Hauptschlauch terminal, mit acht jungen Oosporen, von Nebenästen und Antheridien umwachsen, welche von anderen Hauptschläuchen herkommen.

Fig. 4. (600.) Zwei reife Oosporen.

Fig. 5—12. *Achlya polyandra.*

Fig. 5. (225.) Hauptfaden mit drei Oogonien und einem diese versorgenden reich verzweigten Nebenast. In den Oogonien sieht man je einen Befruchtungsschlauch.

Fig. 6. (375.) Kleines zweieiiges Oogon mit einem Antheridium; dieses auf einem von hinten kommenden Nebenast, von dem noch am Oogonium (rechts) ein blind endender kurzer Zweig abgeht. Antheridium hat zwei Befruchtungsschläuche getrieben, der eine berührt das obere Ei, der untere noch keines. 5 Uhr 45 Minuten Nachmittags. Der letztere Schlauch erreicht

Fig. 7. um 6 Uhr 5 Minuten das obere Ei.

Fig. 8. 7 Uhr Nachmittags, zeigt die Richtung und Form seines weiteren Wachsthums. — Dieses ging nicht weiter. Nach 24 Stunden ist er unverändert, nur blasser; die Oosporen reifen normal.

Fig. 9. (375.) Kurzgestieltes Oogonium. *a.* Nebenast, welcher, von einem entfernten Hauptstamm kommend, hinter dem Oogon hergeht, in der Abbildung oben rechts (*b*) und links (*c*) einen blind endenden, zartwandigen Zweig und das zwischen diesen beiden gelegene Stück zum Antheridium ausgebildet hat. Zwei Befruchtungsschläuche; der eine mit keulig-verzweigtem Ende dem einen Ei aufliegend; Ende des anderen verdeckt. Eier schon derbhäutig.

Fig. 10. (480.) Eine der in der betreffenden Cultur nicht selten vorkommenden Doppel-Oosporen. Vgl. S. 293.

Fig. 11. (225.) Oogonium mit Ende Mai gereiften, am 6. Juli keimenden Oosporen. Zwei Antheridien sind noch deutlich. Von den fünf Oosporen sind zwei noch ungekeimt; die eine derselben liegt unten und ist nicht mitgezeichnet. Drei haben kurze Keimschläuche getrieben, von denen zwei durch die Oogonwand nach aussen treten, der dritte innerhalb dieser gekrümmt verläuft.

Fig. 12. (225.) Von derselben Cultur wie Fig. 11. Keimende Oospore, welche ein kleines Sporangium resp. Sporenköpfchen gebildet hat.

Fig. 13—18. *Achlya spinosa.*

Fig. 13. (375.) Thallusschlauch mit einem intercalaren (*a.*) und einem terminalen (*b.*) Oogonium, und je einem zugehörigen Antheridium. Das zu *b.* gehörige liegt unten und ist etwas verdeckt; das bei *a.* in Profilansicht, mit dickem, um das Ei gekrümmtem Befruchtungsschlauch.

Fig. 14. (225.) Drei Thallusschläuche, *a.*, *b.*, *c.* *a.* trägt zwei intercalare Oogonien, kein Antheridium. *b.* ein terminales Oogonium *o.*, mit reifendem Ei ohne Antheridium; unter dem Oogon nur ein kurzes Nebenästchen. Von *c.* ist nur ein kurzes Stück gezeichnet; der Schlauch war nach oben verlängert und endigte in ein terminales Oogon mit Antheridium. Schlauch *b.* gibt zu dem Oogon *n.* einen kurzen Nebenast mit Antheridium, welch letzteres einen verzweigten Befruchtungsschlauch in jenes eintreibt. Daneben ein kleiner antheridienähnlicher Nebenast *p.* Oogon *m.* erhält vom Schlauch *c.* ein Antheridium, welches hinten liegt und daher in Figur nicht wiedergegeben ist; es hatte gleichfalls einen Befruchtungsschlauch getrieben.

Fig. 15. (225.) Ende eines Schlauches mit terminalem eineiigem und intercalarem zweieiigem Oogon; jedes dieser mit einem schon ziemlich entleerten Nebenast und Antheridium, deren Enden durch die schon derbwandigen Eier verdeckt sind. Das obere liegt über, das untere unter dem zugehörigen Oogon.

Fig. 16, 17. (480.) Reife Oosporen.

Fig. 18. (225.) Keimende Oospore, etwa 10 Tage nach der Reifung, noch eingeschlossen in die Wand des Oogons, an welchem der Antheridienast noch deutlich.

Tafel V.

Fig. 1—10. *Saprolegnia Thureti.*

Fig. 1—7. Successive Entwicklungsstadien eines in Hängetropfencultur beobachteten Oogons. (600.)

Fig. 1. 30. Januar, 11 Uhr 30 Minuten Vormittags. Profilansicht und nach oben gekehrte Seite gezeichnet.

Fig. 2. 2 Uhr Nachmittags: Ballung im Gange. Von den fünf Eiern sind die drei im Profil und an der nach oben gekehrten Seite sichtbaren gezeichnet.

Fig. 3. 2 Uhr 10 Minuten bis 2 Uhr 14 Minuten: Moment der Trennung der Eier.

Fig. 4. 2 Uhr 18 Minuten.

Fig. 5. 2 Uhr 20 Minuten: Ausstossung der Protoplasmaballen. Um 2 Uhr 25 Minuten werden diese wieder eingeschluckt.

Fig. 6. 2 Uhr 30 Minuten.

Fig. 7. 3 Uhr 30 Minuten: Eimembran und Kernfleck sehr deutlich. Bis zum 2. Februar waren die fünf Oosporen normal gereift.

Fig. 8. (140.) In ein leeres Sporangium hineingewachsenes Oogon mit neun halbreifen Oosporen.

Fig. 9. (375.) 5. August, 2 Uhr 45 Minuten: Oogon mit sieben Oosporen. Vier von diesen haben gekeimt und sind (durch Entlassung der Zoosporen) leer, und zwar ist bei zweien der offene und leere Keimschlauch seitwärts und oben aus dem Oogon vortretend sichtbar; die zwei anderen liegen unten, theilweise verdeckt. — In der Mitte liegt eine noch keine Keimungsvorbereitung zeigende Oospore. — *b.* eine solche mit körnig gewordenem Protoplasmakörper, der beginnt wandständig zu werden. *a* angeschwollen, mit wandständigem Protoplasma und kurzem nach aussen (oben) vortretendem Keimschlauch. — *b.* war um 5 Uhr angeschwollen, eiförmig, Protoplasma wandständig; hatte um 9 Uhr Zoosporen gebildet und entleert.

Fig. 10. Die Oospore *a.* der Fig. 9 um 3 Uhr 15 Minuten: Protoplasma in sechs Zoosporen getheilt, von denen fünf sichtbar sind. Um 3 Uhr 45 Minuten schwärmen sie aus.

Fig. 11—19. *Saprolegnia monoica.*

Fig. 11—17. Ein in Hängetropfencultur beobachtetes Oogon mit dem — einzigen — zu ihm gewachsenen Antheridium. Fig. 11 und 17 375mal, die übrigen 600mal vergrössert.

Fig. 11. 16. Februar, 10 Uhr 48 Minuten Abends: Ballung der Eier im Moment der Ausstossung der Protoplasmaklumpen.

Fig. 12. 11 Uhr: Eier geglättet, Protoplasmaklumpen wieder eingeschluckt mit Ausnahme des in dem cylindrischen Theil unten gelegenen. Befruchtungsschlauch hat das nächste Ei eben erreicht.

Fig. 13. 11 Uhr 5 Minuten: Der Protoplasmaklumpen in *a.* ist plötzlich an das nächste (cylindrische) Ei hingerutscht und von diesem verschluckt worden. Befruchtungsschlauch grösser als Fig. 12, hat sich auf das nächste Ei gedrängt und dieses sammt den übrigen verschoben.

Fig. 14. 11 Uhr 20 Minuten: Befruchtungsschlauch beginnt sich zu verzweigen; das eine Zweigende sichtbar, das andere hinter das zuerst berührte Ei gewachsen.

Fig. 15. 11 Uhr 25 Minuten: Der sichtbare Zweig des Befruchtungsschlauchs war zuerst auf das links gelegene Ei gewachsen, diesem aufgepresst, dann seitwärts (oben) ausgewachsen, über das Ei *a.* geglitten, und gleitet jetzt über *b.*; *b.* und *c.* waren von dem verdeckten hinteren Aste des Schlauchs berührt.

Fig. 16. 12 Uhr 10 Minuten (Nachts): Der sichtbare Ast des Schlauches glitt über *b.* und bog dann plötzlich um gegen das cylindrische Ei. Der helle Fleck in diesem rückte rapid nach der Ansatzstelle des Schlauchs.

Fig. 17. 17. Februar, Vormittags: Der in voriger Nacht sichtbare Ast des Befruchtungsschlauchs ist an der Berührungsstelle mit dem cylindrischen Ei in zwei Zweige (Anhänge) ausgewachsen, von denen der eine aus dem Oogon ins Freie getreten, der andere innerhalb des Oogons zurückgebogen ist. Der andere (hinten liegende) Ast des Schlauchs sieht hinter der Oospore *b.* (vgl. Fig. 15) hervor. Alle Schlauchanhänge blind geschlossen. Oosporen mit Kernfleck und fester Membran.

Am 18. Februar mehrere grössere Fettkugeln in jeder Oospore. Am 19. dieselben in jeder zu einer zusammengeflossen; Oosporen völlig und normal reif. Antheridium und Befruchtungsschläuche sind allmälig ganz blass und durchsichtig geworden.

Fig. 18. (600.) Eineiiges Oogon mit Antheridium, in Hängetropfencultur beobachtet. Kam am 27. Februar, 3 Uhr 45 Minuten Nachmittags zur Beobachtung; Eiballung war eben im Gange, Antheridium noch ohne Befruchtungsschlauch. 4 Uhr: Ballung fertig, Schlauchtreibung beginnend, der Schlauch in cylindrischer Gestalt auf das Ei los wachsend. Um 4 Uhr 15 Minuten ist der in Figur dargestellte Zustand erreicht. Schlauch conisch verbreitert und dem Ei fest aufgepresst; in diesem an der Aufsatzstelle die Körner von der Peripherie etwas zurückgewichen. In dem Schlauch lebhafte Verschiebung im Protoplasma, aber kein Uebertritt von diesem in das Ei sichtbar. Der abgebildete Zustand bleibt bis 5 Uhr 10 Minuten der Form nach unverändert; dann beginnt der Schlauch nach rechts und hinten eine stumpfe Aussackung zu treiben, welche, dem Ei anliegend, weiter wächst; schon um 6 Uhr ist aus ihr ein langer Schlauchanhang geworden. Am 28. Februar keine Veränderung an diesem, ausser dass er viel blasser geworden. Reifung der Oospore normal fortschreitend und am 29. Februar fertig.

Fig. 19. (600.) Kleines eineiiges Oogon mit einem Antheridium nach Behandlung mit Jodlösung. Antheridium hat zwei lange, geschlossene Schläuche getrieben, welche sich um das mit fester Membran versehene Ei gelegt haben.

Tafel VI.

Fig. 1 und 2. *Saprolegnia monoica.* Aus einer Hängetropfencultur.

Fig. 1. (225.) Oogonium auf dem Ende eines in ein grosses leeres Zoosporangium hineingewachsenen Astes. Kam am 26. Februar Abends zur Beobachtung während der Ballung der sechs Eier — von denen in der Figur fünf sichtbar sind, eines unten verdeckt liegt. Neben dem Träger des Oogons entspringen drei Nebenäste, welche an dieses hingewachsen sind. Sie haben schon bei Beginn der Beobachtung die in der Figur gezeichneten Antheridien an ihren Enden gebildet: *a.* zwei hintereinander, dem Oogon anliegend; *b.* eines, ebenfalls dem Oogon anliegend; *c.* ebenfalls eines, welches das Oogon nicht erreicht, sondern dem unteren Antheridium von *a.* anliegt. Der Nebenast *b.* hat unter dem gezeichneten Antheridium einen Zweig getrieben, der nach der hinteren Seite des Oogons abbiegt und dort in ein, weil verdeckt,

nicht gezeichnetes Antheridium (*n.*) endigt. Bei Beginn der Beobachtung hat kein Antheridium einen Schlauch getrieben. Nach der Ballung treiben die beiden Antheridien an *a.* Befruchtungsschläuche, welche zwischen die Eier treten. Ihr Wachsthum ist Nachts 11 Uhr in lebhaftem Gange, die Antheridien von *b.* und *c.* dagegen unverändert.

Am 27. Februar Vormittags ist der in der Figur abgebildete Zustand eingetreten; alle Antheridien haben auf Kosten ihres Protoplasmas lange Schläuche getrieben, die von *b.* und *c.* aber nicht ins Innere des Oogons, sondern durch die Membran des leeren Sporangiums ins Freie. Auch *n.* hat einen Schlauch getrieben, welcher ausserhalb des Oogoniums geblieben und gegen die Insertionsstelle dieses hin gewachsen ist. Die ins Freie getretenen Schläuche sämmtlich mit durchsichtigem, wandständigem Protoplasma und völlig geschlossen.

Fig. 2 (600) ist Antheridium *c.* mit seinem Schlauch am 28. Februar. Der Schlauch ist seit gestern in die Länge gewachsen, mit einem kleinen Zweig versehen und sammt den übrigen völlig geschlossen. Am 29. Februar ist er unverändert, durch *Zoogloea* etwas verdeckt. Reife der Oosporen am 29. Februar vollendet.

Fig. 3—17. *Saprolegnia torulosa.*

Fig. 3—12. Successive Stadien eines kleinen Exemplars mit eineiigen Oogonien, aus einer Hängetropfencultur.

Fig. 3—11. (600.) Terminales Oogon, mit völlig tüpfelfreier Wand. Entwicklung des Eies. Vgl. den Text und die Erklärung von Fig. 1—7 Taf. V.

Fig. 3. 31. Januar, 2 Uhr 30 Minuten Nachmittags.

Fig. 4. » » 2 » 47 » »

Fig. 5. » » 2 » 50 » »

Fig. 6—9 rasch in der Ordnung der Ziffern aufeinander folgende Stadien.

Fig. 10. 3 Uhr 10 Minuten: Glättung; peripherische Vacuolen.

Fig. 11. 5 Uhr: Kernfleck und deutliche Membran sichtbar.

Fig. 12. (225.) 2. Februar: Unter dem terminalen, bei Beginn der Beobachtung am 31. Januar allein vorhandenen Oogon hat sich ein zweites gebildet, mit gleichfalls einzelner Oospore.

Fig. 13. (375.) Terminales Oogon, ohne Tüpfel, mit acht halbreifen Oosporen; dicht unter dem Oogon entspringt ein Nebenast, der ein Antheridium trägt. Dieses hat in das Oogon einen kurzen dicken Schlauch getrieben, der eine Strecke weit über ein Ei läuft und dann sein stumpfes Ende gegen die Oogonwand wendet. In diesem Zustande kam das Exemplar zur Beobachtung. Es wurde 24 Stunden weiter beobachtet: Antheridium mit seinem Schlauch zeigt keine Veränderung, die Reifung der Eier schreitet normal fort.

Fig. 14. (225.) Aus derselben Cultur wie Fig. 13. Kleines ähnliches Exemplar mit nur drei Oosporen. Antheridium (auch nach Controle mit starken Vergrösserungen) dauernd ohne Schlauch.

Fig. 15. (140.) *a—e.* oogonientragendes Schlauchende. *a.* cylindrisches terminales Oogon, mit einer Oospore, antheridienfrei. *b.* grosses tonnenförmiges, oben in einen schmalen Hals ausgezogenes Oogon mit vielen Oosporen, bei *n.* durch eine Querwand abgeschlossen von dem gleichfalls vieleiigen Oogon *c.* *d.* Oogon ohne Antheridium; *e.* ebensolches, noch ohne Eier, 24 Stunden später 7 Oosporen enthaltend.

An das Oogon *b.* ist von einem benachbarten Schlauche *m.* aus ein Nebenast gewachsen, welcher mit zahlreichen Verzweigungen *b.* und *c.* umstrickt — die um *c.* gezeichneten entspringen auf der unten liegenden Seite von dem Nebenaste — und Antheridien gebildet hat. In *b.* waren auch von diesem ausgehende Befruchtungsschläuche in Mehrzahl sichtbar, ihr Verlauf zwischen den Oosporen jedoch nicht genau zu verfolgen.

Fig. 16. (225.) Terminales, ungetüpfeltes und antheridienfreies Oogon mit zahlreichen reifen Oosporen. Unter ihm drei entleerte übereinander gereihte Zoosporangien.

Fig. 17. (375.) Reife Oospore.

Fig. 18—29. *Saprolegnia asterophora.*

Fig. 18—23. (225.) Successive Entwicklungsstadien eines eineiigen Oogons mit Nebenästen und Antheridium bis zur Formung des Eies. Entwicklungsfolge nach den Nummern.

Fig. 18.	29.	October,	12	Uhr	40	Minuten Nachmittags.
Fig. 19.	»	»	2	»	30	» »
Fig. 20.	»	»	7	»	—	» »
Fig. 21.	30.	»	10	»		Vormittags.
Fig. 22.	»	»	5	»		Nachmittags.
Fig. 23.	»	»	6	»		»

Fig. 24—27. (600.) Successive Entwicklungsstadien eines Oogons mit einem Ei und einem Antheridium.

Fig. 24. 5 Uhr 10 Minuten Nachmittags: Ballung beginnend.

Fig. 25. 8 Uhr bis 8 Uhr 35 Minuten Nachmittags: Ei fertig. Erstes Erscheinen des Befruchtungsschlauchs.

Fig. 26. 8 Uhr 40 Minuten Nachmittags: Befruchtungsschlauch gegen das Ei, dieses an die andere Seite des Oogons gedrückt.

Fig. 27. 9 Uhr Nachmittags: Schlauch seitwärts über das Ei fortwachsend. Wachsthum bis 9 Uhr 45 Minuten verfolgt. 12 Stunden später waren Antheridium und Schlauch ganz blass, letzterer in Folge der Verdeckung durch die Oogonfortsätze nicht ganz deutlich zu beobachten.

Fig. 28. (600.) Anderes Exemplar, mit Chlorzinkjod behandelt. Oospore mit scharf umschriebener, einfacher, durch das Reagens blass violetter Membran. Der Befruchtungsschlauch hatte dieser aufgesessen und ist durch das Reagens verkürzt und losgelöst worden, geschlossen und mit gelb gewordenem Protoplasma erfüllt.

Fig. 29. (225.) Oogonium mit einer, während der folgenden drei Beobachtungstage normal reifenden Oospore, ohne Antheridium. Auch bei Betrachtung von der anderen Seite war ein solches nicht vorhanden.

Fig. 30—36. *Aphanomyces scaber* (600), aus Hängetropfenculturen.

Fig. 30 u. 31. Zwei successive Stadien der Eiballung. Fig. 30 um 11 Uhr, Fig. 31 um 11 Uhr 40 Minuten. — Verunglückte später. — Profil- und Oberflächenansicht gezeichnet.

Fig. 32. 8. März, 10 Uhr 15 Minuten Vormittags: Oogon terminal auf dem Schlauche *a.*; zwei Antheridien, als Gabelzweige eines Aestchens des Schlauches *b.*, umfassen das Oogon: eines im Profil sichtbar, das andere hinten herum gelegt.

Fig. 33. Dasselbe, 12 Uhr Mittags: Centrale Plasmamasse gebildet.

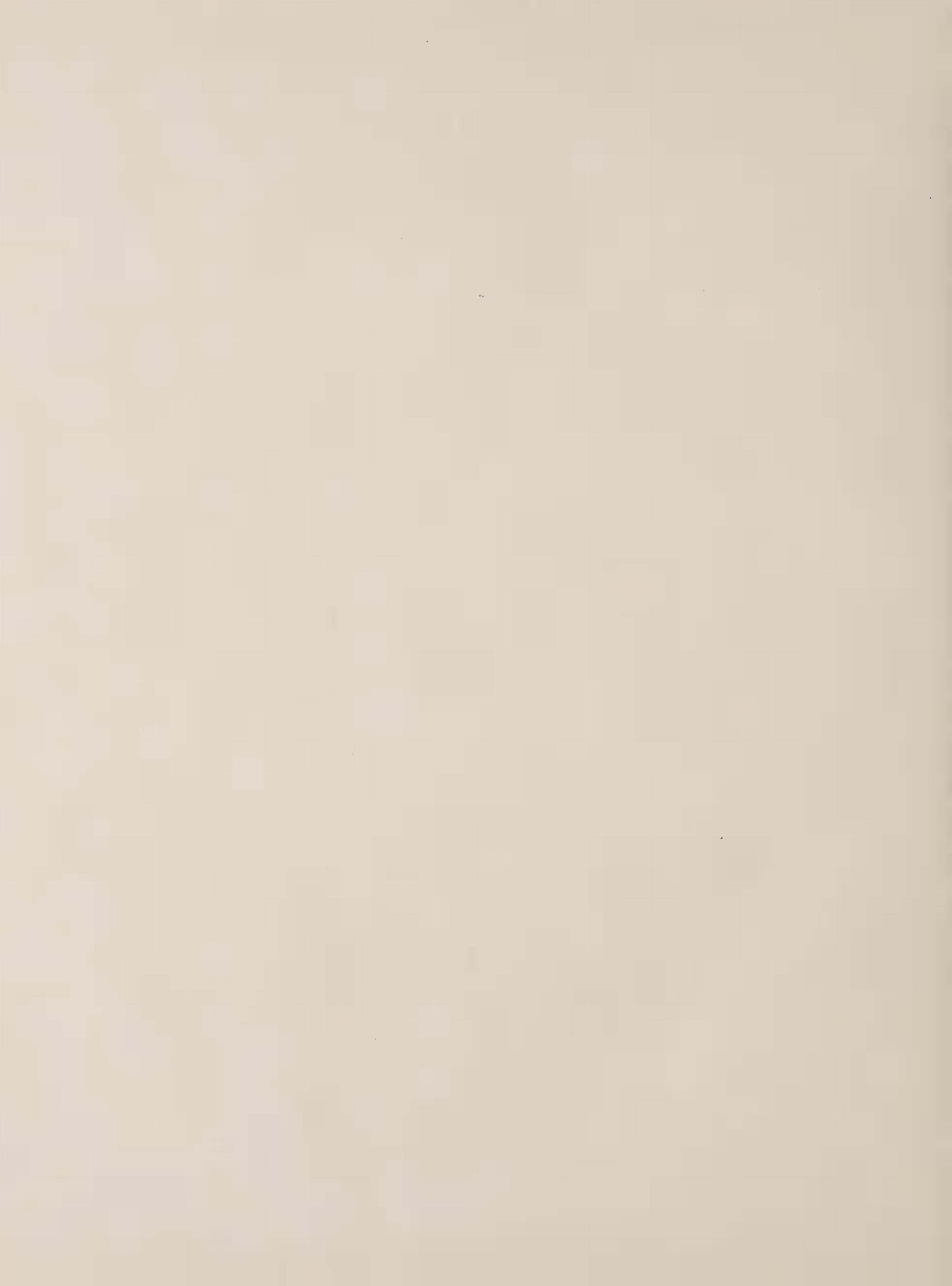
Fig. 34. Dasselbe, 4 Uhr 35 Minuten: Ei geformt. Die sehr kleinen Befruchtungsschläuche vorhanden. Am 9. März war die Oospore derbwandig, mit Kernfleck, Befruchtungsschläuche sehr blass, schwer sichtbar; sonst keine Veränderung seit gestern. Am 10. März die Oospore fast reif.

Fig. 35. Dasselbe, 13. März: Völlig gereifte Oospore. Antheridien noch turgescent.

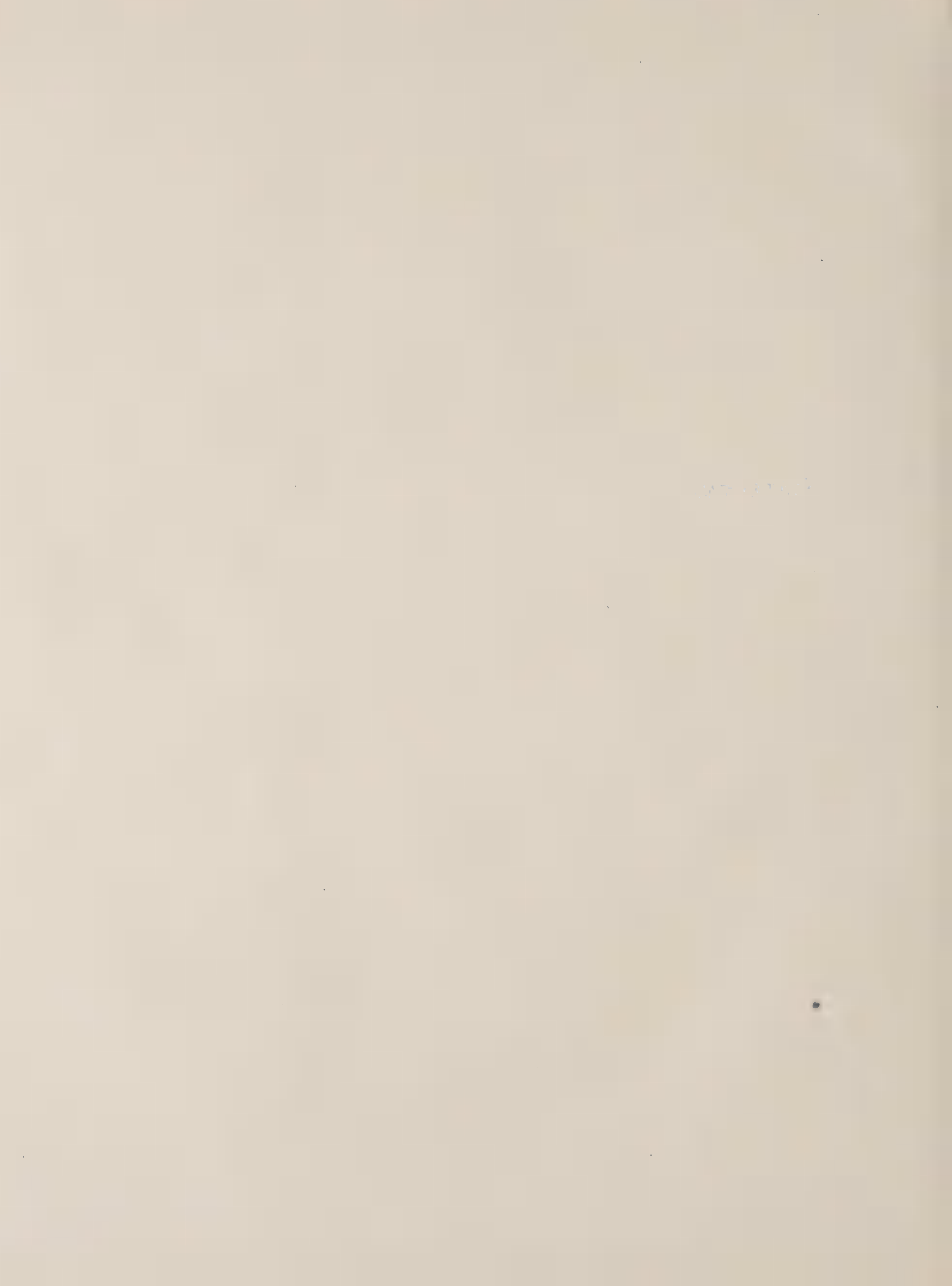
Fig. 36. Völlig antheridienfreies Oogon. *a.* um 11 Uhr 30 Minuten Vormittags des 7. März. 11 Uhr 45 Minuten erfolgte die Formung des Eies; *b.* dasselbe um 12 Uhr Mittags: völlig geglättet, mit spaltenförmigem, centralem (Kern-?) Fleck. Um 5 Uhr zarte Membran sichtbar. Reifung verlief normal und wurde am 9. März vollendet.

Mahlau & Waldschmidt. Frankfurt a. M.






4.
3.
5.
22.
16.
2.
18.
1.
a
b
17.
19.
9.
6.
8.
20.
7.
10.
11.
21.
14.
12.



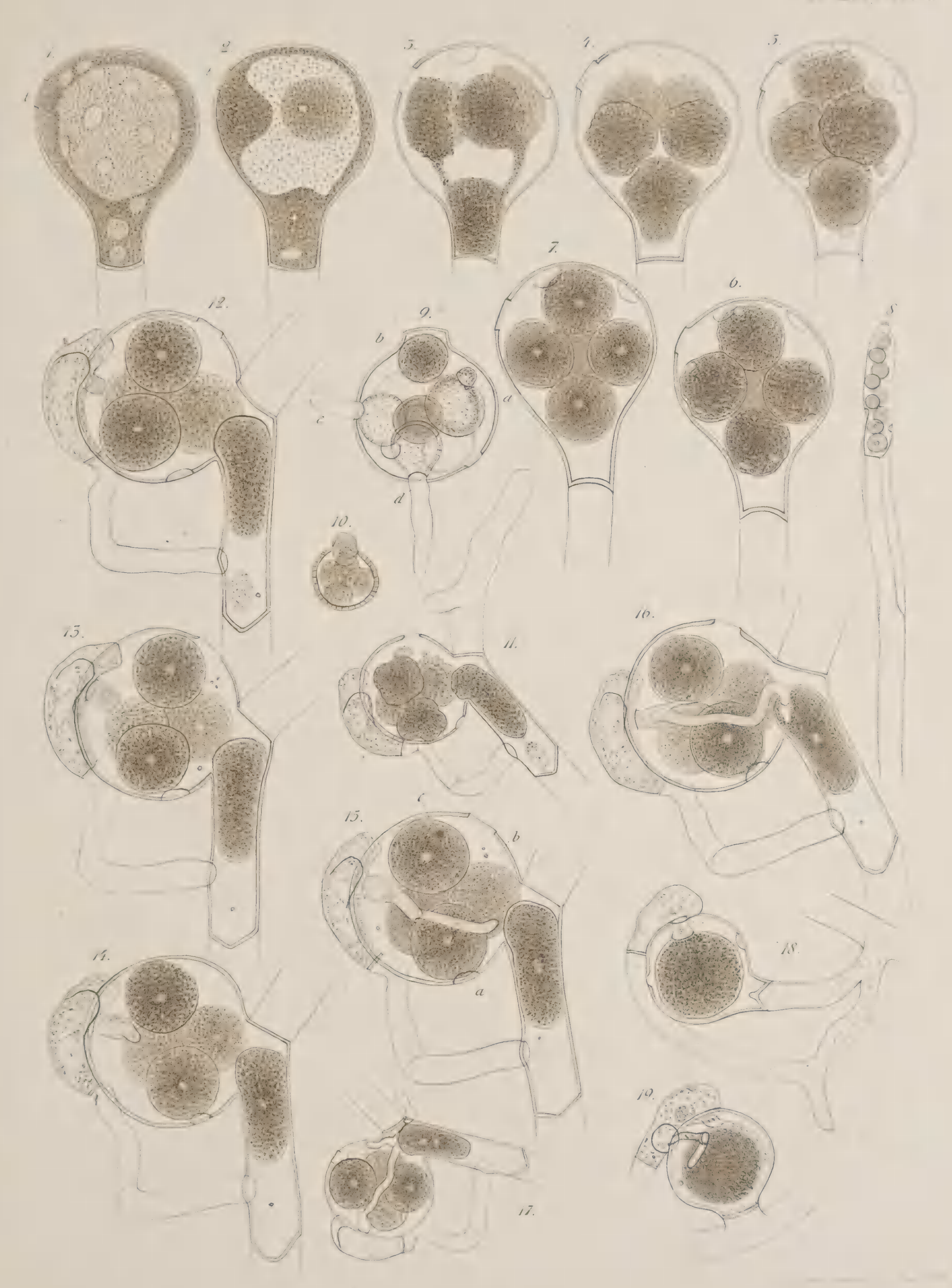

1.
2.
3.
4.
5.
12.
11.
8.
7.
6.
13.
14.
15.
16.
9.
19.
18.
17.
10.
21.
20.
23.
28.
22.
26.
29.
24.
27.
25.

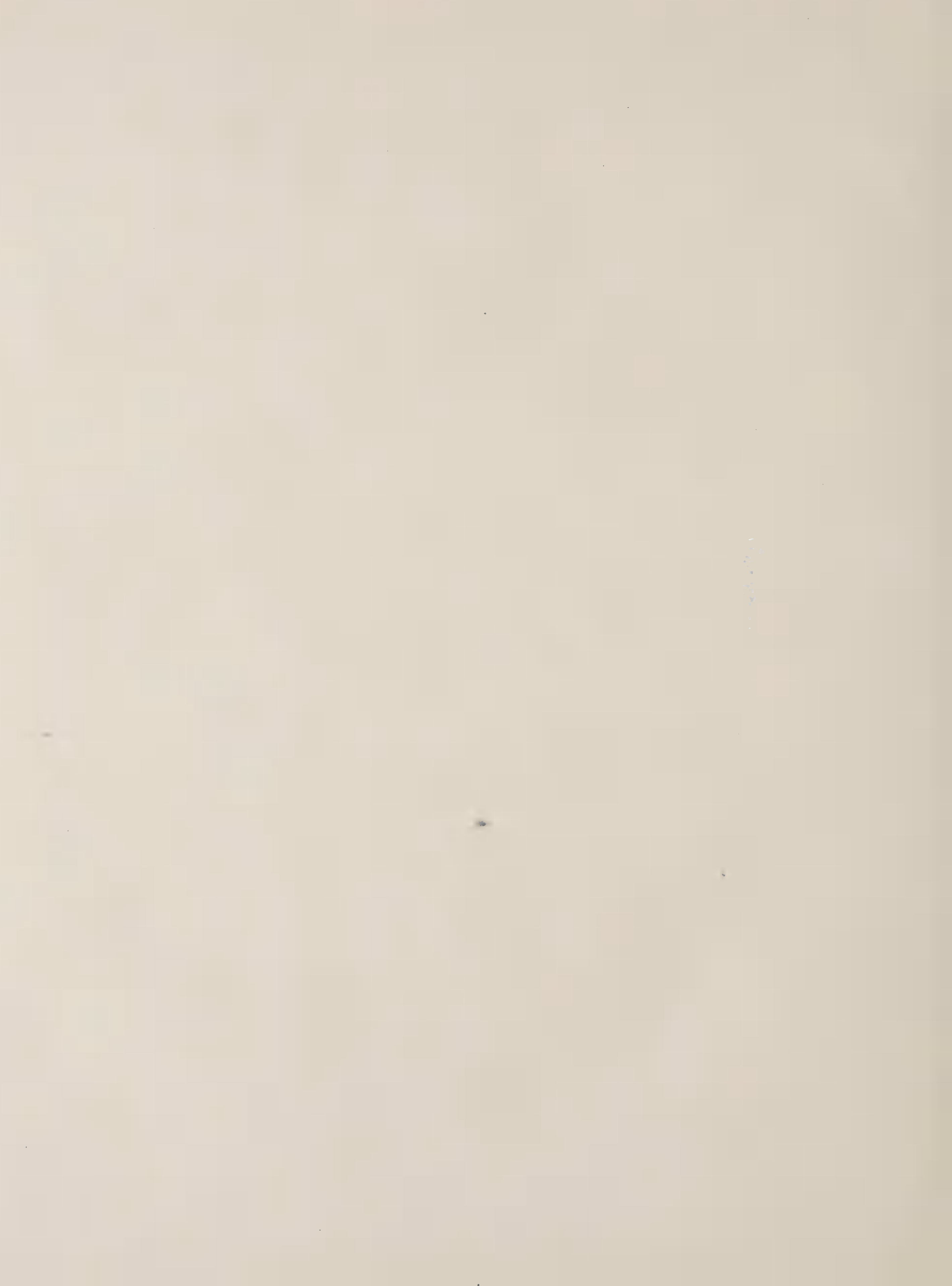




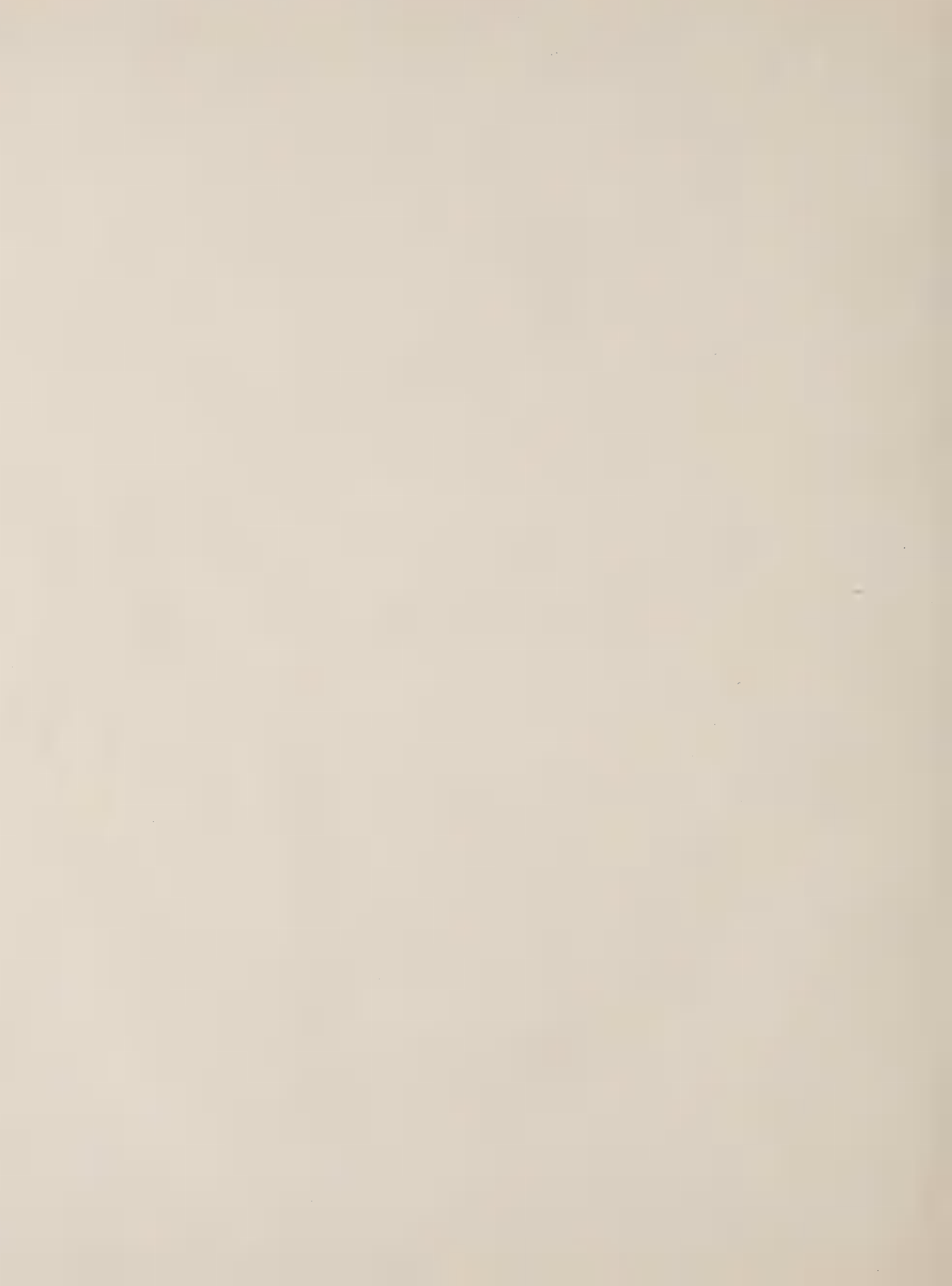
1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.











BEITRAEGE

ZUR

MORPHOLOGIE UND PHYSIOLOGIE

DER

PILZE.

VON

A. DE BARY UND **M. WORONIN**.

FÜNFTE REIHE.

BEITRAG ZUR KENNTNISS DER USTILAGINEEN.

MIT VIER TAFELN.

(Abdruck a. d. Abhandl. d. Senckenb. naturf. Gesellsch. XII. Bd. S. 559—591.)

FRANKFURT A. M.
CHRISTIAN WINTER.
1882.



Beitrag zur Kenntniss der Ustilagineen.

Von

M. Woronin.

Mit 4 lithogr. Tafeln.

Obgleich die Ustilagineen schon vielfach untersucht und beschrieben worden sind [1]), besitzen wir hinsichtlich der Entwickelungsgeschichte vieler Repräsentanten dieser Familie, insbesondere der Gattungen *Tuburcinia*, *Thecaphora* und *Sorosporium*, noch bis heutzutage nur sehr unvollständige und dürftige Kenntnisse. — Für alle Pilzgruppen im Allgemeinen, vor

---

[1]) Von der sehr reichhaltigen Literatur über diesen Gegenstand führe ich hier blos die allerwichtigsten Arbeiten an:

L. R. et Ch. Tulasne. Mémoire sur les Ustilaginées, comparées aux Uredinées. Annales des Sc. Nat. III. Série, tome 7 (1847); p. 12.

L. R. Tulasne. Second Mémoire sur les Uredinées et les Ustilaginées. Ann. d. Sc. Nat. IV. Série, tome 2 (1854); p. 77.

A. de Bary. Untersuchungen über die Brandpilze. 1853.

A. de Bary. Protomyces macrosporus und seine Verwandten. (In Botan. Zeit. (1874). Jahrg. XXXII; p. 81.)

J. Kühn. Die Krankheiten der Kulturgewächse. 2. Auflage. 1859.

Fischer von Waldheim. Beiträge zur Biologie und Entwickelung der Ustilagineen, in Pringsheim's Jahrbücher f. wiss. Botan. Bd. VII. (1869—1870). — Aperçu systematique des Ustilaginées. Paris 1877. — Les Ustilaginées et leurs plantes nouricières. An. des Sc. Nat. VI. Série; tome 4; p. 190.

R. Wolff. Beitrag zur Kenntniss der Ustilagineen. Der Roggenstengelbrand, Urocystis occulta Rabh. Botan. Zeit. 1873 (Jahrg. XXXI), p. 657. — Der Brand des Getreides etc. 1874. Halle.

G. Winter. Einige Notizen über die Familie der Ustilagineen. Flora 1876; Nr. 10 und 11. — Dr. L. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland etc. I. Bd.: Die Pilze, bearbeitet von G. Winter. 1. und 2. Lieferung. 1881.

J. Schröter. Die Brand- und Rostpilze Schlesiens 1869 (in Abhandl. d. Schlesischen Gesellschaft). — Bemerkungen und Beobachtungen über einige Ustilagineen (in Cohn's Beiträgen zur Biologie der Pflanzen. Bd. II. (1877); p. 349 und p. 435.

Ed. Prillieux. Quelques observations sur la formation et la germination des spores des Urocystis (Ustilaginées). An. des Sc. Natur. VI. Série; tome X. (1880); p. 49.

Ausserdem findet sich eine ganze Reihe kleinerer Abhandluugen von P. Magnus, G. Winter, F. v. Thümen, E. Rostrup etc. Von einigen derselben wird weiter, im Text, Erwähnung gemacht.

Allem aber für die Ustilagineen hat eine genaue Kenntniss der Entwickelungsgeschichte ihrer einzelnen Formen eine viel wichtigere Bedeutung als deren einseitige morphologische Beschreibung, mag dabei diese letztere noch so ausführlich sein. Die morphologischen Charaktere für sich allein sind meistens nicht genügend, um eine Ustilaginee richtig zu bestimmen und sie von ihren nächsten Verwandten sofort zu unterscheiden; dafür braucht man, wenn auch nicht eine vollständige und völlig lückenlose Entwickelungsgeschichte, jedenfalls aber eine richtige Kenntniss ihrer ersten Keimungserscheinungen.

Hieraus ausgehend, entschliesse ich mich, in den nächstfolgenden Zeilen meine, die Ustilagineen betreffenden Untersuchungen kurz zusammenzufassen und sie dem geehrten botanischen Publicum vorzulegen. — Ich fange an mit der Beschreibung der Entwickelungsgeschichte von *Tuburcinia Trientalis,* worauf ich einige Bemerkungen über die Keimungserscheinungen einer Reihe bis jetzt noch wenig erforschten Ustilagineen-Formen folgen lasse, und schliesse dann mit einer kurzen allgemeinen Uebersicht aller bis jetzt aufgestellten Ustilagineen-Gattungen.

Denjenigen Herren, die das für meine Keimungsversuche nöthige Material mir zugeschickt oder anderswie in meinen Untersuchungen mich gefälligst unterstützt haben, sage ich hiermit meinen innigsten Dank, besonders den Herren: A. de Bary, L. Kny, P. Magnus, R. Pirotta, E. Rostrup, F. v. Thümen, E. Ule und G. Winter.

I.

Als ich vor etwa 16 Jahren in der Umgebung von St. Petersburg *Tuburcinia Trientalis* Berk. et Br. lebendig zum ersten Male auffand, nahm ich sofort eine entwickelungsgeschichtliche Untersuchung dieser Ustilaginee vor und verfolgte sie einige Jahre nach einander, konnte aber, wegen fortwährendem Misslingen der angestellten Keimungsversuche, diese Arbeit nicht abschliessen; erst viel später, nämlich während meines letzten Aufenthaltes in Finnland, im Herbste 1878, ist es mir endlich geglückt, den Moment und die Art und Weise der Sporenkeimung abzupassen und demnach auch Kulturversuche anzustellen, die denn auch möglich machten, von der zu beschreibenden *Tuburcinia* eine fast lückenlose Entwickelungsgeschichte zu erhalten.

Im Jahre 1869 machte ich in der botan. Section der II. russischen Naturforscherversammlung in Moskau über den uns hier beschäftigenden Gegenstand eine erste vorläufige

Mittheilung und glaubte, auf einige Analogie der Sporenentwickelung dieses Pilzes mit derjenigen von *Sorosporium Saponariae* mich damals einzig stützend, gerechtfertigt zu sein, die Gattung *Tuburcinia* zu streichen und den *Trientalis*-Pilz zur Gattung *Sorosporium* zu rechnen. Jetzt aber, nachdem mir bei beiden Pilzen, einerseits, die Sporenkeimung und, anderseits, in der ganzen Form so wie auch in dem Auftreten der beiden Ustilagineen einige nicht unwesentliche Unterschiede bekannt geworden sind, sehe ich mich genöthigt, den Trientalis-Pilz von der Gattung *Sorosporium* zu trennen und ihm wieder seinen ursprünglichen Namen »*Tuburcinia*« zu geben.

Trientalis europaea ist eine echt nordische Pflanze, so dass sie schon in Mitteldeutschland nur hie und da und zwar blos in Gebirgswäldern wächst. — Die Verbreitung der auf *Trientalis* schmarotzender *Tuburcinia* hat daher selbstverständlich auch nur einen ziemlich begrenzten Umfang. Von Berkeley und Broome wurde sie zuerst in England entdeckt.[1]) In Deutschland ist der Pilz auch gefunden worden, im Ganzen aber nur sehr selten und blos in vereinzelten Exemplaren.[2]) Im nördlichen Russland, in der Umgebung von St. Petersburg und besonders in Finnland, habe ich ihn dagegen sehr oft und stellenweise sogar massenhaft aufgefunden.[3])

Tuburcinia Trientalis, die, den meisten anderen typischen Ustilagineen gleich, ein streng intercellularer Pilz ist, tritt auf der Nährpflanze ganz auffällig in zweifacher Weise auf.

a. — Im Frühsommer, d. h. im Mai — Juni, also noch vor und während der Blütenperiode von *Trientalis*, trifft man einzelne Stöcke dieser Pflanze, die durch ihr äusseres Aussehen sogleich von den gesunden, normalen leicht sich unterscheiden lassen (Taf. I, Fig. 1.) Der aus dem Rhizom emporwachsende erkrankte Stengel erscheint nämlich in seiner ganzen Länge, wenngleich nur in ganz geringem Maasse gleichmässig angeschwollen, und ist nicht, wie der junge normale Stengel, glatt und hellgrün gefärbt, sondern besitzt eine etwas rauhe, marmorirte Oberhaut, die anfangs graugrün, später dunkler wird und zuletzt fast ganz schwarz aussieht. Die auf einem solchen Stengel sitzenden Blätter sind in der Regel etwas kleiner und viel heller gefärbt, als die einer gesunden Pflanze; — dieselben erscheinen gewöhnlich blassgrün,

---

[1]) M. J. Berkeley: Outlines of british fungology. London 1860. p. 336.

[2]) Vergl. L. Fuckel. Symbolae mycologicae 1869. p. 41. — Fungi rhenani No. 1661. — Joannes Kunez hat neuerdings die *Tuburcinia Trientalis* in seinen *Fungi selecti exsiccati* (No. 212, im August 1879 in Schlesien gesammelt) unter dem Namen *Polycystis opaca* Strauss herausgegeben.

[3]) In dem privaten Herbarium des Herrn F. v. Thümen, das er mir zur Ansicht mit der bereitwilligsten Gefälligkeit zugeschickt hatte, fand ich ausser den Fuckel'schen Exemplaren (aus dem Fichtelgebirge, bei Bischoffsgrün) noch einige Exsiccaten der *Tuburcinia Trientalis* aus Finnland, von Herrn P. A. Karsten im Jahre 1878 gesammelt (Vergl. Thümen's Mycotheca universalis No. 1421) und ein anderes von der Insel Seeland stammend, von H. Mortensen im Jahre 1874 eingelegt.

zuweilen auch gelblich, wodurch die ganze Pflanze mehr oder minder ein etiolirtes Aussehen erhält. — Unterwirft man nun die so beschaffenen erkrankten Trientalispflänzchen einer näheren Untersuchung, so findet man, erstens, die untere Fläche der Blätter mit einem weissen schimmelartigen Ueberzuge bedeckt, welcher, wie weiter unten gezeigt werden soll, nichts anderes als die Conidienfructification des Pilzes ist (Taf. I, Fig. 2 und 3), und, zweitens, zwischen den Elementen des Rindenparenchyms, zuweilen auch des Markes, dunkelbraune, vielzellige, dem Pilze zugehörende Sporenballen eingelagert (Taf. II, Fig. 2), wodurch das leichte Anschwellen, so wie auch die schwarze Färbung des befallenen Stengels bedingt werden. — Nach dem Verstäuben der weiter unten noch zu beschreibenden Conidien entwickeln sich die Blätter der erkrankten Pflänzchen entweder gar nicht mehr oder blos noch in ganz geringem Maasse; meistens trocknen dieselben bald ein, jedenfalls eher, als an den gesunden Pflänzchen. Manchmal treten auch im Diachym dieser Blätter hie und da einzelne kleine schwarze fleckige Anschwellungen auf, die, wie nähere Betrachtung zeigt, aus Anhäufungen ebensolcher dunkelbraunen Sporenballen bestehen. Zuletzt reisst die Epidermis des Stengels, sammt dem darunterliegenden Rindenparenchym in Längsspalten unregelmässig auf, wodurch die schwarz aussehenden Sporenkörper des Pilzes blossgelegt werden.

b. — Am Ende des Sommers und im Herbste wird der Trientalispilz viel häufiger getroffen, — die von ihm um diese Jahreszeit befallenen Pflänzchen haben aber ein ganz anderes Aussehen. Die Stengel sind äusserlich wie innerlich völlig normal und gesund; auf der unteren Fläche der Blätter ist von einem weissen, conidientragenden Schimmelüberzuge keine Spur zu finden; an den beiden Lamminaflächen der sonst in Gestalt und äusserlicher Structur ebenfalls ganz normal aussehenden Blätter befinden sich dagegen meistens rundliche oder unregelmässig begrenzte Flecke, die entweder flach oder in der Regel convex sind. (Vergl. Taf. II, Fig. 1.) Sie sind von $^{1}/_{2}$ bis 2 Millim. Durchmesser und sehen ganz dunkel, fast schwarz aus. Diese schwarze Färbung tritt besonders deutlich hervor, wenn die Blätter benetzt oder bei durchfallendem Lichte betrachtet werden. Was die Vertheilung der Flecke anbetrifft, so ist in derselben keinerlei Ordnung oder Regelmässigkeit zu erkennen. Entwender findet man sie auf jedem Blatte der erkrankten Pflanze und dabei auf dem einen in sehr grosser, auf dem anderen, daneben sitzenden dagegen in viel geringerer Zahl, — oder von allen Blättern der Nährpflanze (deren es gewöhnlich, wie bekannt, 6 oder 7 giebt) tragen blos 1 oder 2 die Flecke, während alle übrigen frei davon sind; — meistens sind die Flecke auf der Lamina nur zwischen den grösseren Blattnerven; man findet dieselben aber auch den Nerven entlang, oder sogar diesen letzteren aufsitzend (Vergl. hierüber Fig. 1, Taf. II); ein Mal sind die Flecke

über die ganze Blattfläche mehr oder minder gleichmässig vertheilt, ein anderes Mal dagegen sitzen sie blos auf der einen Hälfte des Blattes, entweder mehr gegen die Spitze zu, oder nur an der Basis. Auf den Blattstielen werden die Flecke auch gefunden, obleich im Ganzen viel seltener; sie erhalten hier gewöhnlich ein schwielen- oder polsterartiges Aussehen. — Die schwarze Farbe der Flecke stammt her von dem Auftreten des zu beschreibenden Pilzes; — die dunkelbraunen Sporenkörper der *Tuburcinia* bilden nämlich in den Intercellularräumen des Blattdiachyms mehr oder minder mächtige Anhäufungen, die durch die meistens emporgehobene und dadurch bis zu einem gewissen Grade gespannte, farblose Epidermis in Form von dunkelen Flecken durchschimmern. Beiläufig sei hier noch bemerkt, dass alle Flecke an den Blättern der auf diese Weise befallenen Nährpflanzen in der Regel nahezu gleich entwickelt sind und dass ausser der vom Pilze eingenommenen Stellen, d. h. ausser den eben geschilderten Sporenanhäufungen vom Pilze, auch von dessen Mycelium, in der ganzen Pflanze nicht die mindeste Spur zu finden ist. Wie das zu Stande kommt und auf welchem Wege eigentlich der Pilz hier in die Blätter eindringt, darüber wird weiter die Rede sein. — Hinsichtlich ihrer allmählichen Entwickelung und Structur stimmen diese in den Blättern angehäuften Sporenkörper völlig mit denjenigen überein, die, wie oben angegeben worden ist, während der Frühsommerperiode in einigen Stengeln der Nährpflanze ihre Evolution durchmachen. — Die Schilderung dieser letzteren soll denn jetzt auch als Ausgangspunkt dienen für die Beschreibung des vollständigen Entwickelungscyclus der *Tuburcinia Trientalis*.

Das der *Tuburcinia* angehörende vegetative Mycelium (Taf. II., Fig. 3 und 4), das man in den erkrankten, oben unter *a* beschriebenen Trientalis-Stengeln auf allen Höhenabständen, vom Rhizom an bis in die Blätter hinein, findet, besteht aus farblosen, feinen, meistens nur 0,002—0,003 Millim. dicken Fäden, die mit Querwänden gewöhnlich sparsam versehen und unregelmässig verzweigt sind. Diese Mycelfäden haben ihren Sitz im Rindenparenchym, dringen dabei aber nicht selten auch ins Mark hinein. Sie verlaufen in den beiden obengenannten Geweben immer zwischen den Zellen, nie habe ich sie in den Zellen getroffen, wogegen ich sie aber einige Male in den Gefässen auffand, das Innere der letzteren entweder völlig oder nur zum Theil ausfüllend. In den Intercellularräumen legen sich die Mycelfäden sehr fest an die Membran der sie ernährenden Zellen und treiben ins Innere derselben seitliche, sehr kurze, verzweigte Aussackungen, die meistens traubenförmiger Gestalt und jedenfalls nur als Haustorien zu betrachten sind (Taf. II, Fig. 3 und 4). — Aus diesem Mycelium wachsen nun in grosser Anzahl andere, meistens vielverzweigte Hyphen aus, die in der Regel etwas feiner und zarter sind und von den obenbeschriebenen vegetativen Fäden sich noch dadurch unterscheiden, dass sie viel reicher an Querwänden sind und gewöhnlich keine Haustorien bilden.

Diese Fäden sind es, an denen die Sporenkörper des Pilzes erzeugt werden. Sämmtliche Vorgänge der Sporenbildung stufenweise und lückenlos zu verfolgen, hat sich als eine sehr mühsame und schwierige Aufgabe erwiesen, die ich auch leider völlig befriedigend zu lösen nicht im Stande gewesen bin. Ich fasse diese Vorgänge der Art jetzt zusammen, wie sie mir aus den unzähligen mikroskopischen Präparaten, die ich untersucht habe, am allerwahrscheinlichsten vor sich zu gehen scheinen. (Vgl. Tafel II.)

Die jüngsten Sporenanlagen, die ich auf diesen secundären *Tuburcinia*-Mycelfäden auffand erscheinen gewöhnlich in Form kurzer, entweder völlig geradgestreckter, oder verschiedenartig gekrümmter und zum Theil spiralig oder anderswie gewundener, meistentheils mehrgliederiger Fäden. Einzelne Glieder der letzteren, in manchen Fällen sogar nur 1 oder 2 der Endglieder, sind unregelmässig blasenförmig erweitert (Fig. 6). Manchmal wird der Faden blos auf eine einzige solcher Zellen reducirt (Fig. 5); ein paarmal fand ich aber die ersten Bildungsstufen der Sporenanlagen auch etwas anders beschaffen: es legen sich nämlich, wie Fig. 7 zeigt, zwei derartige Fäden, aus zwei verschiedenen, benachbarten Myceliumhyphen auswachsend, fest aneinander und alle Glieder dieser beiden sich berührenden Fäden nehmen eine blasige Gestalt an. — Das Aufsuchen sowie auch die nähere Untersuchung dieser ersten Entwickelungsstufen der Tuburcinia-Sporenanlagen wird, einerseits, durch ihre ausserordentliche Zartheit und Feinheit beträchtlich erschwert, anderseits aber noch dadurch, dass dieselben sehr bald und rasch von vielen, sich fest daran anlegenden Seitenhyphen völlig umsponnen werden. Diese letzteren sind zarte, vielverzweigte Fädchen, die entweder nur von dem sporenbildenden Faden selbst auswachsen oder auch aus der denselben erzeugenden Mycelhyphe und von anderen nächstliegenden Fäden ihren Ursprung nehmen. Um jeden sporenbildenden Faden wird denn auf diese Weise ein wahrer Knäuel aus so dicht verflochtenen Fäden gebildet (Fig. 8—11), dass es völlig unmöglich wird, die nächstfolgenden im Inneren des Knäuels vorgehenden Umänderungen zu verfolgen und mit Bestimmtheit festzustellen. Nach dem Vergleiche aber einer ganzen Reihe mittelst verschiedener, in solchen Fällen anwendbaren Reagentien bearbeiteten und durchsichtig gemachten Präparate ersieht man, dass gleichen Schrittes mit der Umfangsvergrösserung des Knäuels auch die Zahl der die Mitte desselben einnehmenden blasigen Zellen sich vermehrt (Fig. 12—14). Dieser Vorgang ist, meiner Ansicht nach, nicht anders sich zu erklären, als dass gleich nach dem ersten Anlegen des Knäuels in den gewöhnlich sehr inhaltsreichen kugelig aufgeblasenen Gliedern des sporenbildenden Fadens eine sehr lebhafte und rasch vorsichgehende, consecutive Theilung eintritt. Sonst wüsste ich nicht, auf welche andere Weise aus den primitiven ganz kleinen, meistens nur mit 2—3 kugeligen Centralzellchen versehenen

Knäuelchen, die im grössten Durchmesser bis 0,056—0,075 Millim. grossen und nicht selten aus 50, ja manchmal sogar bis aus 100 und noch mehr Zellen zusammengebildeten Sporenkörper entstehen könnten und sollten. — Wie aber die Sache sich auch nur verhalten mag, so ist das Endresultat immer dasselbe und die sogleich auseinanderzusetzenden allmählichen Entwickelungsstufen der Sporenkörper gehen immer in derselben Reihenfolge vor sich. Anfangs ist, also, wie eben gesagt, die Mitte der kleinen, knäueligen Sporenanlagen meistens nur von 2—3 Zellchen eingenommen. Dieselben sind noch sehr zart und von kugeliger Gestalt. Bei allmählicher Weiterentwickelung der Knäuele nimmt nicht nur die Zahl, sondern auch der Umfang der centralen Zellchen immer mehr zu, wobei diese letzteren einen viel schärferen Umriss und nicht selten eine mehr oder minder scharf ausgesprochene, durch gegenseitigen Druck hervorgerufene polyedrischeForm erhalten. Und so geht es fort, bis die Knäuel ihre definitive Grösse erreicht haben. Sind dieselben so weit vorgerückt, so erscheinen die Membranen aller Sporen eines Ballens doppelt contourirt (Taf. II., Fig. 12—14). Jede hat nun ein Endosporium und ein Exosporium; das erstere bleibt farblos, das zweite erhält dagegen zuerst eine blassgelbbraune Färbung, die allmählich ins Dunkelbraune übergeht. Der Inhalt der Sporen ist farblos und besteht aus einem feinkörnigen Plasma, in welchem meistens, besonders zur Zeit, wo das Exosporium noch nicht sehr dunkel gefärbt erscheint, ein centrales kernartiges Gebilde (ob Kern oder Vacuole?) aufzufinden ist (Fg. 13.). In dem völlig entwickelten, reifen Sporen ist das Exosporium mehr oder minder beträchtlich und gleichmässig verdickt, dabei immer ganz glatt und so intensiv dunkelbraun gefärbt, dass man von dem feinkörnigen Inhalte jetzt kaum noch etwas erkennen kann.

Während der eben geschilderten allmählichen Ausbildung der Sporenkörper, besonders gegen deren Reife zu, wird das dieselben umhüllende Fadengeflecht mehr und mehr undeutlich und verschwindet zuletzt vollständig. Obgleich eine Vergallertung der Fäden, wie sie bei vielen anderen Ustilagineen so evident auftritt, hier nicht deutlich zu sehen ist, muss dieselbe dennoch, meiner Meinung nach, auch hier stattfinden. — Bis auf diesen letzten Umstand stimmt wohl der Entwickelungsgang der *Tuburcinia*-Sporen im Ganzen mit demjenigen von *Sorosporium Saponariae* Rud. überein. (Man vergleiche hierüber 1. F. v. Waldheim: »Beiträge zur Biologie und Entwickelung der Ustilagineen«. Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Bot. VII. und die in dieser Arbeit angeführten Zeichnungen von Prof. A. de Bary. 2. A. B. Frank. »Die Krankheiten der Pflanzen«. 1880. S. 442.) Beim Reifwerden treten aber in den Sporen beider Pilzformen einige sehr wesentliche Unterschiede hervor: 1) Die Sporen von *Sorosporium Saponariae* besitzen ein feinwarziges Exosporium und haben eine helle blassbraune Färbung,

wogegen die Sporen von *Tuburcinia Trientalis* immer glatt und sehr dunkelbraun gefärbt erscheinen. 2) Die Vergallertung des die Sporenknäuele umgebenden Hyphengeflechtes, wie es aus den Beschreibungen von A. Fischer v. Waldheim und A. Frank hervorgeht, ist bei *Sorosporium Saponariae* eine sehr starke, was, wie eben angegeben worden ist, bei *Tuburcinia Trientalis* nicht der Fall ist. 3) Endlich existirt zwischen den beiden Pilzen noch folgender Unterschied. — Bei *Sorosporium Saponariae* lassen sich die nicht selten zu ganz grossen Ballen angehäuften Sporen, manchmal schon bei der leisesten Berührung von einander sehr leicht trennen; bei *Tuburcinia Trientalis* dagegen sind die einzelnen Zellen des zusammengesetzten Sporenkörpers so fest mit einander vereinigt, dass es sehr schwer hält, dieselben von einander zu trennen. Die Substanz, mittelst welcher sie so fest zusammengehalten werden, umgibt auch den ganzen Sporenkörper herum in Form einer meistens dicht daran liegenden, gemeinsamen braunen Hülle, die, besonders bei längerer Behandlung der betreffenden Präparate mit Kali, Glycerin und dergleichen anderen Reactiven, deutlich hervortritt (Taf. II, Fig. 15.).

Was nun die Keimung der Sporen von *Tuburcinia Trientalis* anbelangt, so fand ich sie erst nach sehr langem Suchen auf. Alle Keimungsversuche, die ich mit völlig reifen, frischen, dies- und vorjährigen Sporen wiederholte Male alljährlich anstellte, blieben lange Zeit erfolglos. Dieses fortwährende Misslingen der Sporenaussaaten kam, wie es sich zuletzt (erst im Jahre 1878) erwies, daher, dass ich meine Aussaaten nie in der richtigen Jahreszeit vorgenommen hatte. Es keimen nämlich bei *Tuburcinia Trientalis* nur diesjährige Sporen, und auch diese nur im Spätherbste. Sammelt man Ende September oder Anfang October, zu einer Zeit also, wo im Norden die nasse Herbstwitterung schon eintritt, vom Thau- und Regenwasser stark benetzte *Tuburcinia*-tragende Trientalispflänzchen, so findet man auf deren Blättern und Stengeln viele ausgekeimte Sporen, deren Zahl durch Kultur auf Objectträgern (unter Glasglocke, in feuchter Atmosphäre) sehr leicht in kürzester Zeit sich vermehren lässt. Die Keimung selbst geschieht hier nach dem *Tilletia*-Typus, indem jede Spore ein Promycelium treibt, und dieser an seiner Spitze einen Sporidienkranz bildet. Jede Zelle des Tuburcinia-Sporenkörpers erweist sich als eine in dieser Weise keimfähige Spore. Die Sporen eines Körpers keimen nicht alle zu gleicher Zeit. Man findet daher z. B. nicht selten ausgekeimte Sporenkörper, die blos 1 (Taf. II, Fig. 18.) oder 2 Promycelien tragen, viel öfter aber wachsen aus ein und demselben Sporenkörper gleichzeit 6, 7, 11 (Taf. II, Fig. 16 und 17; Taf. III, Fig. 1.) bis 20 Promycelien aus. Eine grössere Zahl als 20 erinnere ich mich nicht in meinen Aussaatspräparaten je getroffen zu haben. Die durch das Auswachsen des Promyceliums hervorgerufene Perforation des Exosporiums tritt in der Regel in Form eines kleinen runden Loches auf (Taf. II,

16—21; Taf. III, Fig. 1), welches zuweilen auch mit einigen, von der Perforationsstelle ausgehenden, kurzen Rissen der braunen Sporenmembran begleitet wird. Die Länge des cylindrischen Promyceliums ist kleiner oder nur wenig grösser, als der Durchmesser des Sporenkörpers, übrigens sehr ungleich. Sporen, die nur feucht, z. B. auf der Oberfläche eines Wassertropfens liegen und dabei dem gewöhnlichen Tageslichte ausgesetzt sind, treiben gewöhnlich sehr kurze Promycelien, die meistens nicht mal auf das Doppelte eines Einzelsporendurchmessers sich verlängern. Diejenigen Sporen aber, die auf dem Boden eines auf dem Objectträger liegenden flachen Wassertropfens zur Keimung kommen, treiben gewöhnlich Promycelien, die eine 2- und selbst 3- bis 5mal grössere Länge erreichen. Noch länger werden aber die Promycelien an solchen Sporen, die noch tiefer unter Wasser liegen oder im Dunkeln zum Keimen gebracht werden. Im letzteren Fall tritt gewöhnlich nur eine unvollkommene oder selbst gar keine Sporidienbildung ein, wobei selbstverständlich die Promycelien meistens das Aussehen einfacher Keimschläuche erhalten. An solchen in der Dunkelheit gezogenen Exemplaren ist ausserdem zuweilen noch eine andere Erscheinung wahrzunehmen: der aus der Perforationstelle hervortretende Keimschlauch erscheint nämlich anfangs ungemein dünn, und erst später erweitert er sich allmählich oder auch ganz plötzlich bis zur Dicke eines normalen Promyceliumfadens (Taf. II, Fig. 20 u. 21.). — In den als normal anzusehenden Fällen (Taf. II, Fig. 16—18; Taf. III, Fig. 1.) fängt die Bildung der Sporidien gewöhnlich schon sehr frühzeitig an, nicht selten sogar noch vordem das Promycelium seine definitive Länge erreicht hat. Um den stumpfabgerundeten Scheitel desselben treten 4—8, am häufigsten aber 6 oder 7 kleine Protuberanzen hervor, die in einem Wirtel stehen und allmählich zu cylindrisch-spindelförmigen Aestchen, schlechtweg, der Terminologie Tulasne's folgend, S p o r i d i e n genannt, heranwachsen. Erst wenn diese letzteren in ihrer Entwickelung schon ziemlich weit vorgerückt sind, tritt in dem Promycelium eine Querwand auf, wodurch der obere, gewöhnlich kleinere plasmaführende Theil des Promyceliums von seinem unteren, jetzt schon vollkommen plasmaleer gewordenen Theile abgetrennt wird. Die kürzeren Promycelien besitzen blos diese einzige Querwand, die längeren sind aber zuweilen nach unten zu noch mit einer zweiten (Taf. II, Fig. 18 und 19.) und selbst einer dritten versehen. Da das oberste, protoplasmaführende und sporidientragende Promyceliumglied gewissermassen einer B a s i d i a l z e l l e entspricht, so soll dasselbe hier weiter diesen Namen auch beibehalten. Bald nun, nachdem die Basidialzelle vom leeren Promycelium durch die Querwand abgegliedert worden ist, trennt sie sich völlig von ihm und fällt ab, — eine Erscheinung, die, so viel ich weiss, bei der Keimung aller anderen, dem Tilletia-typus angehörenden Ustilagineen nie vorkommt. Nach dem Abfallen der Basidialzellen von den sie tragenden

Promycelien, sind diese letzteren sehr leicht hinfällig und gehen in der allerkürzesten Zeit völlig spurlos zu Grunde. Während die Basidialzelle noch am Promycelium aufsitzt oder, was im Ganzen öfters geschieht, gleich nach ihrem Abfallen, fangen die von derselben getragenen Sporidien mit einander paarweisse zu copuliren an. Vor der Copulation und in ihrem ersten Anfange ist gewöhnlich in jeder Sporidie ein kleiner, runder, heller Fleck (vielleicht ein einem Kerne entsprechendes Gebilde) vorhanden (Taf. III, Fig. 2, 3 und 5.). Nachdem aber die Copulation schon eingetreten ist, ist dieser Fleck nicht mehr wahrzunehmen; es treten jetzt dagegen im Plasma der Sporidien wie auch der Basidialzelle viele Vacuolen auf, wodurch dasselbe schaumig wird. — Die Copulation eines Sporidienpaares findet statt, wie Fig. 3, 4 und 6 (Taf. III) zeigen, mittelst eines kurzen, gewöhnlich dicht über ihrer Insertionsstelle quer dazwischen laufenden Schlauches; nur in höchst seltenen Fällen geschieht die Copulation nicht unten, sondern am oberen Ende eines Paares (Fig. 7 auf Taf. III). Nach der Copulation wächst eine der beiden Sporidien des Paares an der Spitze in eine secundäre Sporidie aus, wobei das Protoplasma durch den Verbindungsschlauch aus der anderen überwandert. Die primären, d. h. den Basidialzellen ansitzenden Sporidien können aber auch, ohne jeglicher Copulation, direct zu secundären Sporidien auskeimen (Taf. III, Fig. 3—5 und 9.). Hierin herrscht im Allgemeinen grosse Mannigfaltigkeit. Ich führe hier einige Beispiele an: — Man findet z. B. Basidialzellen mit 7 Sporidien (Taf. III, Fig. 4 β.), von denen 6 durch Copulation paarweise verbunden sind, und jedes dieser 3 Paare trägt eine secundäre Sporidie, während die siebente primäre Sporidie direct, ohne Copulation, zu der vierten secundären Sporidie auswächst. Auf einer anderen Basidialzelle (Fig. 4α auf Taf. III.) sitzen nur 5 Sporidien, von denen nur 2 durch einen querlaufenden Schlauch zu einem Paar verbunden sind, die übrigen 3 bilden, ohne vorgehender Copulation, je eine secundäre Sporidie. Es finden sich endlich gar nicht selten auch Fälle, wo sämmtliche primäre Sporidien, ohne zu copuliren, direct in secundäre Sporidien auswachsen (Taf. III, Fig. 5). Es können aber mitunter auch 3 primäre Sporidien mit einander copuliren, (Fig. 6γ auf Taf. III.) u. s. w. Dergleichen Modificationen und mehr oder minder abnorme Fälle finden sich, wie gesagt, massenhaft. Es ist unnütz sie hier alle anzugeben und anstatt dessen verweise ich den Leser auf meine hierauf Bezug habenden Zeichnungen (Vergl. Fig.16—21 auf Taf. II und Fig. 1—5, Taf. III). Nicht allein die secundären, sondern auch die primären Sporidien fallen von ihren Insertionsstellen sehr leicht ab. Die secundären Sporidien bilden zuweilen auch noch tertiäre Sporidien (Fig. 10). — Die von ihren Sporidien degarnirten Basidialzellen bleiben sehr oft noch mit Plasma erfüllt und können dann ihrerseits feine Keimschläuche aus sich treiben (Taf. III, Fig. 8). Ebenfalls trifft man, dass die

Sporidien 1ter, 2ter und 3ter Ordnung auch in kurze Fädchen auswachsen (Taf. III. Fig. 11 und 12). Alle diese schon keimenden und noch nicht ausgekeimten Sporidien, mit und ohne ihren Basidialzellen, werden im Herbste vom Regen- oder Thauwasser von den Blättern und den Stengeln abgespült und bis zur Erde heruntergetrieben. Hier werden sie mittelst des Wassers durch die poröse Erde oder zwischen Moos weiter getragen bis zur Oberfläche der um diese Zeit gewöhnlich schon völlig angelegten, nächstjährigen Trientalis-Sprosse.

Aussaatversuche, welche ich in 2 aufeinanderfolgenden Jahren angestellt habe, indem ich keimende Sporen auf g e s u n d e junge, meist mit einer dünnen Erdschicht bedeckte Trientalis-Sprosse brachte, ergaben, dass die Sporidien feine Schläuche trieben, und dass dann in den Sprossen ein zartes Mycelium auftrat. Die Form, in welche die Keimschläuche eindringen und zu dem Mycel heranwachsen, habe ich nicht direct beobachten können. Dass das Mycelium aber aus ihnen erwachsen ist, wird so gut wie sicher dargethan durch seine Weiterentwickelung. Nach der Winterruhe nämlich wachsen die inficirten Trientalis-Sprosse über die Erde empor, und mit ihnen wächst auch, ihrer Entwickelung gleichen Schritt haltend, das Mycelium. Sind die Sprosse einmal so weit, dass sie ihre Blätter zu entfalten anfangen, so entwickeln sich aus dem Mycelium die Conidien der *Tuburcinia,* die, wie ich anfangs angegeben habe, auf der unteren Blattfläche der *Trientalis*-Frühlingspflänzchen in Form eines weissen schimmelartigen Ueberzuges auftreten. (Vergl. Fig 1—4 auf Taf. I). Die hier, in den Blättern, verlaufenden Myceliumfäden stimmen völlig mit denjenigen überein, die, wie oben gezeigt worden ist, in den Stengeln vorhanden sind, und es ist sogar nicht besonders schwer sie aus den Stengeln in die Blätter continuirlich zu verfolgen. Die intercellularen Mycelfäden, die auch hier, im Blattparenchyme wie im Stengel, mit traubenförmigen Haustorien versehen sind, rücken alle mehr nach der unteren Blattfläche hin und bilden hier, zwischen dem Diachym und der Epidermis, ein mehr oder minder dichtes Fadengewirr (Taf. I, Fig. 3). Aus diesem werden nun senkrecht zur Blattfläche Zweige emporgetrieben, die durch die Spaltöffnungen sowie auch zwischen den Epidermiszellen sich hervordrängen (Taf. I, Fig. 3—5). Einige dieser Fäden werden direct zu Conidienträgern (Fig. 3, 4.), andere legen sich dagegen auf die Blattfläche, kriechen auf derselben nach allen Richtungen umher, wobei sie sich an die Epidermiszellen nicht selten mit Haustorien fest ansetzen (Taf. I, Fig. 4) und auf diese Weise eine fädige Unterlage bilden, aus welcher erst dann die emporsteigenden Conidienträger auswachsen. — Letztere sind meistens scheidewandlos, ziemlich schlank und laufen allmählich in eine pfriemenförmige Spitze aus, die in der Regel nach einer Seite hin sich bogenförmig neigt, so dass die von den Fruchtfäden getragenen Conidien mit Beziehung auf die horizontale Blattfläche immer eine mehr oder minder horizontale

Lage annehmen (Taf. I, Fig. 2, 3). Die Conidien selbst, die gewöhnlich 0,011—0,015 mm lang sind, haben birnförmige Gestalt und zwar sitzen sie den Tragfäden immer mit ihrem breiten Ende auf. Sie sind mit einer zarten, feinen farblosen Membran versehen und zeigen mitten in ihrem ebenfalls farblosen, feinkörnigen Plasma einen kleinen, runden, hellen, vacuolenartigen Fleck (Taf. I, Fig. 8.). Sie fallen von ihren Tragfäden leicht ab, worauf letztere an ihren Spitzen wiederum Conidien abschnüren können, was sich mehrmals wiederholen kann, so lange in den Fruchtfäden noch genügendes Plasma verhanden ist.

Die eben beschriebene Conidienbildung der *Tuburcinia Trientalis*, die einigen Ramularien (z. B. *R. ovata* und *R. obovata*) [1]) gewissermassen ähnlich sieht, ist, wie es scheint, von den Sammlern der *Tuburcinia Trientalis* entweder völlig übersehen worden, oder jedenfalls unberücksichtigt geblieben. Anderseits ist sie aber auch in England schon aufgefunden und von Berkeley, unbegreiflicher Weise unter dem Namen *Ascomyces* (!) *Trientalis* beschrieben worden.[2]) Dass dieser *Ascomyces Trientalis* in der That nichts Anderes ist, als die Conidienform von *Tuburcinia Trientalis*, habe ich mich selbst überzeugen können auf authentischen, englischen Herbarexemplaren, die mir zur Ansicht freundlichst von P. Magnus vorgelegt worden sind und mit folgender Etiquette begleitet waren: »Ex herb. Charles B. Plowright. Ascomyces Trientalis Berk. Legit rev. John. E. Vize.«

Werden die Conidien auf eine Objectplatte in einen Wassertropfen übergetragen, so tritt sogleich die Keimung derselben ein. Jede Conidie nimmt in der Regel anfangs etwas an Umfange zu, dann wächst sie in einen Keimschlauch aus und gleichzeitig erweitert sich auch der in ihr vorhandene centrale helle Fleck, der jetzt deutlich in Form einer grösseren, runden Vacuole auftritt (Taf. I., Fig. 8). Wächst der Keimschlauch aus einer Seite der Conidie hervor (Fig. 7 auf Taf. I.), so steigt derselbe gewöhnlich vertical empor und schnürt dann sogleich an der Spitze wiederum ebensolche Conidien (also secundäre Conidien) ab. (Fig. 7.) Treiben aber die Conidien den Keimschlauch, was im Ganzen viel öfter geschieht, aus ihrem oberen, schmäleren Ende (NB. Keimungen aus dem breiten, erweiterten Ende, wie es z. B. Fig. 8. α. zeigt, gehören zu höchst seltenen Erscheinungen), so laufen die ausgekeimten Schläuche auf dem Objectträger immer horizontal und wachsen dabei gewöhnlich in ziemlich lange Fäden aus (Taf. I., Fig. 8 und 9). Aus der Conidie tritt der ganze Protoplasmainhalt in den Keimschlauch über und wird von der jetzt leergewordenen Conidie durch eine zarte Querwand

---

[1]) Vergl. Fuckel. Fungi Rhenani. Supplementi Fasc. II. Nr. 1634 und Nr. 1635.

[2]) Berkeley: Outlines of Brit. Fung., p. 376 und in Cooke's Handbook of British fungi. 1871 vol. II. p. 737.

getrennt. Bei weiterem Auswachsen des Keimschlauches rückt das Protoplasma in das obere Ende des Fadens vor; es bildet sich hiernach in dessen unteren Theile, zwischen der ersten Querwand und dem Protoplasma, ein protoplasmaleerer Raum, der seinerseits mittelst einer zweiten Querwand sich abtrennt, und so geht es weiter. Auf diese Weise wird beim allmählichen Wachsen des Keimschlauches im unteren leeren Theile desselben eine ganze Reihe successiv nach einander entstehender und ziemlich gleich weit von einander entfernter Querwände gebildet. Je länger der Keimfaden auswächst, desto grösser erscheint die Zahl dieser Querwände (Taf. I., Fig. 9).

Die so beschaffenen auf der Glasplatte in Wasser kriechenden Keimschläuche wachsen eine gewisse Zeit, gehen dann aber zu Grunde. — Bringt man aber, was ich zu wiederholten Malen auch gemacht habe, eben abgefallene oder in Keimung schon begriffene Conidien auf die stark benetzte Oberfläche gesunder *Trientalis*-Blätter und verfolgt dann deren weiteres Schicksal, so sieht man, wie die aus den Conidien ausgewachsenen Keimschläuche in die Nährpflanze immer durch die Scheidungswand zweier benachbarten Epidermiszellen (Fig. 10 auf Taf. I.) eindringen, um sich dann im Blattdiachyme zu einem mit Haustorien versehenen und sofort fructificirenden Mycelium auszubilden. 12—15 oder höchstens 18—20 Tage nach der Aussaat der Conidien erscheinen an den *Trientalis*-Blättern die charakteristischen schwarzen *Tuburcinia*-Flecke, von denen schon im Anfange die Rede war und die, wie dort angegeben worden ist, im Freien immer etwas später, im Sommer, auftreten und aus Anhäufungen der obenbeschriebenen Sporenballen bestehen. — Auf Grund dieser von mir angestellten Aussaatversuche kann mit voller Bestimmtheit angenommen werden, dass das Nämliche auch im Walde geschieht: die kleinen, sehr leichten Conidien werden vom Winde und wohl auch durch Insecten auf die Blätter anderer, gesunder, nahe oder auch weit entfernter, pilzfreier *Trientalis*-Pflänzchen übertragen; durch Thau- oder Regentropfen benetzt, fangen die Conidien an zu keimen, und deren Keimfäden dringen sogleich in die Nährpflanze hinein. — Die Aussaatversuche haben mir ausserdem gezeigt, dass die Keimschläuche in das Blattdiachym ebenso leicht durch die obere (völlig spaltöffnungsfreie), wie durch die untere Seite der Lamina eindringen, immer aber nur in der schon oben angegebenen Weise, — zwischen den Epidermiszellen; nie ist es mir dagegen vorgekommen, das Eintreten durch die Spaltöffnungen oder durch Perforation der oberen Wand der Epidermiszellen wahrzunehmen. — Eigenthümlich und sehr bemerkenswerth ist hierbei noch folgende Erscheinung: Jeder ins Blattdiachym eingedrungene Conidienkeimschlauch bildet ein selbständiges, von der Eintrittsstelle aus nach allen Seiten hin centrifugalgehendes Mycelium; — die Ausbreitung des letzteren ist aber ziemlich

eng begrenzt, wodurch denn auch der Pilz immer in Form von über die Blattfläche ganz regellos vertheilten Flecken auftritt, und der Umstand, dass über die Grenzen dieser Flecke hinaus das Tuburcinia-Mycelium im Blatte, wie auch in allen übrigen Theilen der durch Conidien angesteckten Pflanze in der Regel nirgends mehr wahrzunehmen ist, findet hierin seine einfache Erklärung. — Eine in dieser Hinsicht völlig analoge Erscheinung zeigen verschiedene *Entyloma*-Arten. [1]) Mit letzteren hat *Tuburcinia Trientalis* ausserdem noch das Auftreten von Conidien gemein. [2]) Sie ist daher für Conidienbildung bei Ustilagineen zwar nicht das erste, aber das eclatanteste Beispiel. Wie bei *Entyloma*, so geht auch bei *Tuburcinia* die ganze Entwickelung (Conidien- und Sporenbildung) auf ein- und derselben Nährpflanze vor sich; — es sind demnach streng autoecische Pilzformen. Ich vermuthe aber, dass zwischen den Ustilagineen sich auch, wie bei den Uredineen, eine ganze Reihe von heteroecischen Formen auffinden lassen wird. Weiteren, in dieser Richtung angestellten Culturversuchen ist es vorbehalten, zu entscheiden, ob meine Vermuthung eine richtige ist.

Unter den beschriebenen *Ustilagineen* finden sich einige Formen, die der *Tuburcinia Trientalis* Berk. et Br. sehr ähnlich zu sein scheinen, und es wird wohl jetzt am Platze sein, derselben hier kurz zu erwähnen. — Vor Allem führe ich die *Thecaphora aterrima* Tul. an. Bei dieser Ustilaginee, wie wir es schon bei Tulasne angeführt finden, hält es ebenfalls sehr schwer, die einzelnen Sporen aus einander zu trennen. [3]) — A. Fischer von Waldheim (Aperçu systématique des Ustilaginées. Paris 1877. p. 35. — Les Ustilagineées et leurs plantes nouricières. An. d. Sc. Natur. 6 Série, tome IV., p. 231) zieht zu der *Thecaphora aterrima* nicht allein die von Tulasne unter diesem Namen beschriebene, die Aehrchen mehrerer Carex-Arten bewohnende Ustilaginee, sondern auch diejenige, welche in den Stengeln von *Euphrasia lutea* L. vegetirt und schon früher von Cesati im Rabenhorst'schen »*Herbarium Micologicum*« (Nr. 1083) unter dem Namen *Sorosporium schizocaulon* herausgegeben worden ist. Beide Pilze sehen auf den ersten Blick, in der That, einander sehr ähnlich, bei genauerer Betrachtung findet man aber, dass während bei der Tulasne'schen *Thecaphora aterrima* die Sporen deutlich warzig granulirt sind, das Exosporium der *Euphrasia*-Ustilaginee

[1]) Vergl. de Bary. Bot. Zeit. 1874. S. 81 und folg.

[2]) J. Schröter in Cohn's: »Beiträgen zur Biologie der Pflanzen« Bd. II. (1877) p. 435 u. folg.

[3]) Tulasne sagt: »Il est fort difficile d'isoler les spores les unes des autres, et de les séparer de la tunique commune, que nous croyons appartenir à chaque globule ou *sporoïde*«. An. des Sc. Natur. III. Série, tome 7. (1847). p. 110. Man vergl. auch die dort auf Taf. 4 gegebenen Fig. 20—22.

nicht warzig, sondern glatt ist, wodurch diese letztere sich mehr der *Tuburcinia Trientalis* nähert. — Die Ustilaginee, die ich von F. v. Thümen unter dem Namen *Sorosporium Müllerianum* Thüm. *f. Cladii* Fili (aus Victoria) zur Untersuchung erhalten habe, wird sich wohl mit der *Thecaphora aterrima* Tul. als identisch erweisen. Wie sich aber alle diese hier eben angeführten Ustilagineenformen unter einander verhalten: — ob sie wirklich gute, streng-charakterisirte Arten sind und ob sie nicht vielleicht, anstatt der Gattung *Sorosporium* anzugehören, zur Gattung *Tuburcinia* (was meiner Meinung nach sehr wahrscheinlich ist) übertragen werden sollen, sind Fragen, die ohne jede Kenntniss weder von Keimungs- noch von anderen weiteren Entwickelungsvorgängen sich nicht entscheiden lassen.

Die vormals zur Gattung *Tuburcinia* gerechnete *Urocystis Paridis* Thüm. (= *Sorosporium Paridis* Winter,[1]) *Polycystis opaca* Strauss, *Urocystis Colchici*, f. *Paridis* F. v. Wald.) sieht auch einigermaassen der *Tuburcinia Trientalis* ähnlich, unterscheidet sich von ihr aber, gleich jeder anderen *Urocystis*-Art, sofort durch das constante Vorhandensein der peripherischen, die Sporenkörper umringenden, unkeimfähigen Zellen (Wolff's »Nebensporen«); bei *Tuburcinia Trientalis* kommen diese letzteren in der Regel gar nicht vor, wenn aber an ihren Sporenkörpern zuweilen, was jedoch nur höchst selten erscheint, auch einzelne sporenartige, oder anderswie aussehende, meistens inhaltsleere und mit braunen Membranen versehene Zellen hie und da fest anhaften, so sind dieselben jedenfalls mit den eben citirten Urocystis-Nebensporen gar nicht zu identificiren. — Die beiden von Fries zuerst aufgestellten Arten *Tuburcinia Monotropae* und *Tub. Orobanches* sind echte *Urocystis*-Formen und von F. v. Waldheim schon ganz richtig in diese Gattung eingereiht worden. Was endlich *Tuburcinia Cesati* Sorok. und *Tub. scabies* Berk. anbelangt, die F. v. Waldheim zur Gattung *Sorosporium* zieht, so ist mir die erstere aus eigener Anschauung nicht bekannt und von der zweiten habe ich viel zu wenig gutes Material in die Hände bekommen, um über dieselbe meine Meinung definitiv aussprechen zu können. — Ebenso ist mir auch die *Tuburcinia Veronicae* Schrt. wenig bekannt, so viel ich aber aus der Schröter'schen[2]) sehr klaren und ausführlichen Beschreibung ersehen kann, hat diese Ustilaginee mit *Tuburcinia Trientalis* und der Tulasne'schen *Thecaphora aterrima*

---

[1]) G. Winter begeht einen Irrthum, indem er *Polycystis opaca* Strauss, *Tuburcinia Trientalis* Berk. et Br. und die oben citirte Euphrasia bewohnende Ustilaginee (= Thecophora aterrima Tul. nach F. v. Wald.) zusammenstellt und sie mit dem gemeinsamen Namen *Sorosporium Paridis* bezeichnet (Vergl. Rabenhort's Kryptogamenflora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz I. Bd. Pilze, von Dr. G. Winter. 2 Lieferung. 1881. S. 102.)

[2]) Dr. J. Schröter. Bemerkungen und Beobachtungen über einige Ustilagineen (in Cohn's Beiträgen II. Bd. (1877). p. 349).

grosse Aehnlichkeit oder ist sogar vielleicht mit den beiden identisch. Um hierüber eine positive Entscheidung zu geben, sind jedenfalls, was ja auch Schröter angiebt, weitere Beobachtungen, vor Allem aber Keimungsversuche nöthig anzustellen.

II.

In den nächstfolgenden Zeilen will ich nun die Keimungsversuche anführen, die ich an einer Reihe bis jetzt in dieser Hinsicht noch wenig erforschten Ustilagineen-Formen angestellt habe. Ich fange mit denjenigen Formen an, die in den meisten mycologischen Schriften und Herbarien bis heutzutage, ohne Weiteres unter den Gattungsnamen *Sorosporium* zu stehen pflegen.

a. Sorosporium Saponariae Rudolphi (Taf. III, Fig. 13—18). — Oben sind schon die wichtigsten Hauptmerkmale angeführt worden, wodurch *Sorosporium Saponariae* von der eben beschriebenen *Tuburcinia Trientalis* sich sofort unterscheiden lässt. Dazu kommt noch die Differenz in den Keimungsvorgängen. Die Sporen von *Sorosporium Saponariae*, f. *Lychnidis dioicae*, die ich im vorjährigen Spätherbste und im Anfange des Winters (Decemb. 1880) zum Keimen gebracht habe, stammten aus der E. Doassans und N. Patouillard'schen Sammlung: »*Les champignons figurés et desséchés*« her; dieselben waren von den beiden Herren im Bois de Boulogne bei Paris am 15. Juni 1880 gesammelt. — Andere, nur etwas ältere Sporen, solche z. B., die blos 1—1½ Jahre gelegen hatten, erwiesen sich dagegen als völlig unkeimfähig; und so viel ich aus meinen allerdings im Ganzen nicht sehr zahlreichen Versuchen urtheilen kann, findet für *Sorosporium Saponariae* die Keimung, und demnach wahrscheinlich auch die Infection nur im Spätherbste des nämlichen Jahres statt. Hierin würde also *Sorosporium Saponariae* mit der *Tuburcinia Trientalis* wohl übereinstimmen[1]); — was aber die Keimung anbelangt, so ist dieselbe hier eine ganz andere. — Nachdem die Sporen 3 bis 4 oder höchstens 5 Tage im Wasser gelegen haben, wächst ihr farbloses Endosporium, das feinwarzige, blassbraune Exosporium in Form eines kleinen runden Loches durchbohrend, in einen Keimschlauch aus, welcher in der Regel ziemlich lang wird, immer unverzweigt bleibt und an welchem, jedenfalls in allen den von mir angestellten Aussaatversuchen nie eine etwaige Sporidienbildung zu Stande kam (Taf. III, Fig. 17). Beim

---

[1]) Die Zahl solcher Ustilagineen, die im Spätherbst auskeimen und in ihre Nährpflanze eindringen, wird wohl bei weiterer Untersuchung sich leicht vergrössern lassen. Ich möchte die Aufmerksamkeit künftiger Beobachter darauf ganz besonders lenken.

fortdauernden Längerwerden dieses Keimschlauches rückt der ganze feinkörnige, farblose Plasmainhalt in das obere Ende des Fadens vor, während in dem unteren, leergewordenen Theile desselben eine Reihe unter einander paralleler Querwände entsteht. Mehrmals sah ich den oberen plasmaführenden Theil des Schlauches, nebst einem oder zweien der hinter ihm sich befindenden plasmaleeren Glieder, von dem übrigen, unteren Fadentheile sich lostrennen (Fig. 18) und, im Wassertropfen (auf dem Objectträger) weiter fortlebend, an seiner Spitze, noch viele Tage hindurch, langsam in die Länge vorwärts wachsen. Weiteren Untersuchungen bleibt es nun vorbehalten zu entscheiden, ob denn hier, wie es den Anschein hat, sich wirklich nie Sporidien bilden, und auf welche Weise und zu welcher Jahreszeit der Pilz in die Nährpflanze eindringt.[1])

b. Sorosporium Junci Schröt. (Taf. IV., Fig. 1—8). — Die Sporen des in *Juncus bufonius L.* vegetirenden und von Schröter unter dem Namen *Sorosporium Junci* zuerst beschriebenen Pilzes scheinen eine sehr dauerhafte Keimfähigkeit zu besitzen. Das zu meinen Aussaaten verbrauchte Material war 2 bis fast 3 Jahre alt und stammte zum Theil aus den Zopf-Sydow'schen Exsiccaten (»*Mycotheca Marchica*« Nr. 97), anderntheils aber aus dem privaten Herbarium von Herrn E. Ule. Die Aussaatversuche mit diesen Sporen (in Wassertropfen, auf Objectträgern oder in Uhrschälchen) stellte ich erst im Spätherbste 1880 und dann wiederum im März 1881 an. Die Keimung trat jedesmal nach ungefähr 2—2½ Wochen nach der Aussaat ein und zeigte sich wie hier folgt.

Durch das dunkelbraune Exosporium der rundlich-polyedrischen, zu unregelmässigen Ballen vereinigten Sporen[2]) bohrt sich das Endosporium durch und wächst in einen Keimschlauch aus, der gewöhnlich die 8- bis 10- und 12fache Länge des einzelnen Sporendurchmessers erreicht (Fig. 3—6, Taf. IV). In dem den Keimschlauch erfüllenden, sehr feinkörnigen, regelmässig vertheilten, farblosen Protoplasma treten mehrere, gewöhnlich 8, von einander ziemlich gleich weit entfernte, helle, runde, vacuolenartige Gebilde auf, die ich für echte Zell-

---

[1]) Nachträglich sei hier angegeben, dass ich diesen Spätherbst (1881) auch die Keimung an den Sporen von *Sorosporium Saponariae, f. Saponariae officinalis* beobachtet habe. Die zu meinen Keimungsversuchen angewendeten Sporen waren von Herrn P. Magnus bei Kreuznach Ende Sept. d. J. gesammelt; die Keimung derselben trat Ende October und Anfang November ein. Im Ganzen genommen entspricht die Keimung derselben derjenigen von *Sorosporium Saponariae, f. Lychnidis dioicae*, unterscheidet sich aber von dieser dadurch, dass das obere plasmaführende Glied des Keimschlauches nicht immer unverzweigt bleibt, sondern zuletzt noch gewöhnlich in mehrere unregelmässige seitliche Verzweigungen auswächst. Von einer Sporidienbildung habe ich aber auch hier keine Spur wahrnehmen können.

[2]) Ueber die nähere Structur der Sporen vergl. J. Schröter: »Die Brand- und Rostpilze Schlesiens« und meine auf Taf. IV. gegebenen Fig. 1—6.

kerne zu halten geneigt bin. Dann wird der Faden durch zarte Querwände in so viel Glieder getheilt, wie es vorher Kerne gegeben hat, und zwar derart, dass in jedem der eben entstandenen, unter einander fast gleichgrossen Glieder einer von den Kernen zu liegen kommt (Fig. 4). Nach oder auch selbst während der gleich weiter zu beschreibenden Sporidienbildung treten in dem Promyceliumfaden gewöhnlich noch einzelne, wie es scheint, ganz zufällige Querwände auf, wodurch der Faden anstatt 8-, meistens 10- bis 12-gliedrig wird; — vor der Entstehung der Sporidien habe ich dagegen in allen meinen Aussaatversuchen den protoplasmaführenden Theil des Promycelium, wie gesagt, fast immer 8-zellig gefunden (Fig. 3—5). Jede dieser 8 Zellen treibt kurze seitliche Zweiglein, die durch bald eintretende Abschnürung sehr leicht vom Faden abfällig sind und sich demnach als Sporidien erweisen. In der Entstehung und Anordnung der Sporidien scheint, im Ganzen genommen, keine besondere Regelmässigkeit aufzutreten; dieselben können aus dem Faden, wie es die Abbildung zeigt (Fig. 5), allenthalben auswachsen. Während aber die Sporidienbildung an dem Endgliede des Fadens meistens an der Spitze des letzteren auftritt, erscheint sie an den übrigen Gliedern gewöhnlich an einem ihrer beiden Enden, d. h. in der Nähe der Querwände, und da die Sporidien hier nicht einzeln, sondern in einer grösseren Anzahl und dabei nicht nur einerseits, sondern rund um den Faden herum auftreten, so bilden sich in der Regel auf dem Promyceliumfaden mehrere übereinandersitzende quirl- oder knäuelartige Anhäufungen derselben (Fig. 6). Die Sporidien werden von den Promyceliumgliedern so lange abgeschnürt, bis das ganze Protoplasma aus den letzteren dazu verbraucht ist. — Die Sporidien selbst sind meistens schmale, sehr kleine, gewöhnlich nur 0,001—0,002 mm. lange Körperchen, die entweder ganz gerade sind, von der Gestalt spindelförmiger Stäbchen, oder dieselben erscheinen verschiedenartig gekrümmt, wobei sie bogen- oder hackenförmige Gestalt am häufigsten anzunehmen pflegen (Fig. 5—7). Manchmal sitzen die Sporidien nicht nur sehr nahe an einander, sondern zu mehreren, meistens zu 2—4, auf einer gemeinschaftlichen Anheftungsstelle, einem kurzen Stiele, büschelig beisammen, oder es kommt auch vor, dass eine schon völlig ausgewachsene Sporidie ihrerseits in eine ebensolche Sporidie auswächst, was dann aber nur an der Basis der ersteren, nahe an der Anheftungsstelle, stattfindet. — Nicht selten legen sich zwei benachbarte Sporidien mit ihren bogen- oder hackenförmig gekrümmten Spitzen fest an einander (Taf. IV, Fig. 7), ob aber dabei eine Copulation zu Stande kommt, kann ich mit Sicherheit nicht behaupten. Wie Fig. 7 α zeigt, können auch die Sporidien an ihren Spitzen kleine Auswüchse treiben. Was aber aus diesen, sowie auch aus den vom Promycelium abgefallenen Sporidien weiter wird, müssen künftig anzustellende Kulturversuche entscheiden. Es wird sich wohl herausstellen, dass die ausgesäeten Sporidien in

feine Schläuche auswachsen und zu einer bestimmten Jahreszeit in die Nährpflanze (*Juncus bufonius* L.) eindringen.

Nach allem hier eben über *Sorosporium Junci* Schr. Gesagten ist leicht zu ersehen, dass man diesen Pilz nicht in dieselbe Gattung mit *Sorosporium Saponariae* stellen kann, und dass er wohl als Repräsentant eines neuen selbständigen Genus betrachtet werden darf. Dieses neue Genus mag *Tolyposporium* (τολόπη, Knäuel), und die beschriebene Species *Tolyposporium Junci* heissen.

c. *Thecaphora hyalina* Fingerh. (Taf. III., Fig. 19—28.) — Dieser Brandpilz, der von manchen Mycologen [1]) auch zur Gattung »*Sorosporium*« gerechnet und unter dem Namen *Sorosporium hyalinum* beschrieben wird, unterscheidet sich von den übrigen Ustilagineen, erstens, durch die Sporenstructur und, zweitens, durch seine Keimungserscheinungen. Im Spätherbste (Octob. und Novemb.) 1880 stellte ich Aussaatversuche an mit Sporen von *Thecaphora hyalina*, forma *Convolvuli arvensis*, die von G. Winter bei Zürich Mitte August desselben Jahres gesammelt und mir freundlichst zugeschickt waren. 2—2 1/2 Wochen nach der Aussaat trat die Keimung dieser frischgeernteten Sporen ein. Aeltere Sporen derselben *Thecaphora hyalina*, die aus den verschiedensten Jahren und Gegenden herstammten, haben dagegen bei mir nie keimen wollen. Es wäre demnach anzunehmen, dass die Keimfähigkeit der Sporen von *Thecaphora hyalina* nur von sehr beschränkter, kurzer Dauer ist. — Die ziemlich hellrostbraun gefärbten Sporenkörper sind aus mehreren Zellen (respective Sporen), die fest mit einander haften, zusammengesetzt (Taf. III., Fig. 19). Die Zahl der letzteren ist eine sehr verschiedene und variirt zwischen 2 und 15, bis sogar 20; die am häufigsten auftretenden Sporenkörper sind 4 bis 12-zellig, die 2—3-zelligen kommen dagegen in der Regel minder häufig und diejenigen, die aus 15—20 Zellen bestehen, selten vor. Die einzelnen Zellen eines jeden Sporenkörpers stehen mit ebenen Flächen und scharfen Kanten unter einander in Berührung, wogegen ihre freie Aussenfläche immer abgerundet erscheint und mit stumpfen, stacheligen Auswüchsen des Exosporiums ziemlich dicht bedeckt ist. Das Auffallendste und charakteristische in der ganzen Structur der *Thecaphora*-Sporen ist aber, dass in der Mitte der Aussenfläche jeder der einzelnen Zelle ein runder stachelloser, heller Fleck sich befindet, der nicht allein durch sein Aussehen, sondern auch durch seine Funktion den Keimporen der Uredosporen völlig entspricht. Beim Auskeimen wird nämlich das Exosporium gerade an dieser stachellosen Stelle von dem in einen ziemlich dicken Keimschlauch auswachsenden Endosporium durchbohrt (Fig. 20—22). In dem farblosen, feinkörnigen und zuweilen auch vacuolenhaltigen Protoplasma, welches

[1]) Vergl. z. B. Dr. L. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland etc., bearbeitet von G. Winter. 2. Lieferung. 1881. p. 105.

aus der Spore in den Keimschlauch übergewandert ist, findet man in der Regel ein kernartiges Gebilde (*n* in Fig. 21, Taf. III). Hat aber der Keimschlauch eine etwas beträchtlichere Länge erhalten, so treten in ihm, anstatt einem, gewöhnlich 4 solcher Kerne auf. (Fig. 22, 23). Bei noch weiter fortdauerndem Längenwachsthum des Keimschlauches wird durch das Vorwärtsrücken des Plasmainhaltes das untere Ende des Fadens von unten nach oben zu protoplasmaleer, und dann wird der obere, längere protoplasmaführende Theil des Fadens von dem unteren, kürzeren protoplasmaleeren durch eine zarte Querwand abgetrennt (Fig. 23). Auf dem nämlichen Wege kann hier auch die Bildung einer zweiten (Fig. 24) und zuweilen sogar einer dritten Querwand entstehen. — Gleich darauf zerfällt der plasmaführende Theil des Fadens, den man auch mit dem üblichen Namen *Promycelium* bezeichnen kann, mittelst zarter Querwände in mehrere gewöhnlich in 5 gleichgrosse Abtheilungen. Wie sich dabei die hier vorher angeführten kernartigen Gebilde verhalten, ist mir unklar geblieben; — nach der Gliederung des Promyceliumfadens sind dieselben jedenfalls nicht mehr wahrzunehmen. Dann fängt jedes dieser eben entstandenen Fadenglieder, anstatt Sporidien zu bilden, wie es nach Analogie mit *Tolyposporium* und den meisten *Ustilago*-Arten zu erwarten war, in einen im Verhältniss zur Dicke des Promycelium ziemlich feinen, unseptirten Keimfaden auszuwachsen (Taf. III., Fig 24—26). Diese Fädchen treten aus den Promyceliumgliedern in der unmittelbaren Nähe der zwischen diesen letzteren sich befindenden Querwände, und dabei entweder am oberen oder am unteren Ende jedes Promyceliumgliedes; jene wachsen aber immer aufwärts, diese dagegen abwärts (Fig. 24 bis 26). Treffen sich nun zwei solche in entgegengesetzten Richtungen wachsende Keimfäden mit ihren Spitzen, so legen sie sich damit fest an einander und verwachsen oder copuliren (Fig. 26). Bald nach geschehener Copulation treibt ein der eben copulirten Fäden unweit der Copulationsstelle seinerseits einen dünnen Keimschlauch (Taf. III., Fig. 27). Dieser nimmt das ganze Protoplasma der beiden mittelst der Keimfädchen in Copulation gerathenen Promyceliumglieder in sich auf und wächst binnen kurzer Zeit in einen verhältnissmässig langen, septirten Faden aus, bei dem nur das endständige, gewöhnlich viel längere Glied mit Protoplasma erfüllt ist, während dagegen alle seine übrigen Glieder plasmaleer sind (Fig. 27). Dieses Endglied wächst entweder immer weiter gerade aus, oder treibt auch zuweilen einen seitwärtsgehenden Zweig aus. — Da in dem ganzen, eben geschilderten Prozesse von einer Sporidienbildung auch nie die mindeste Spur vorkommt, so scheinen wohl die aus den Promyceliumgliedern auswachsenden und copulirenden Fäden, jedenfalls ihrer Funktion nach, den Sporidien der übrigen Ustilagineen entsprechende Gebilde zu sein. Eine einigermassen ähnliche, von Dr. R. Wolff schon früher beschriebene und abgebildete Erscheinung findet bei *Ustilago destruens* Schlecht.

und zum Theil auch bei *Ustilago Carb* Tul. statt.[1]) — Was die aus dem Promycelium ausgewachsenen Fädchen betrifft, die in Copulation aber nicht eintreten, so wachsen dieselben eine Zeit lang noch fort, bleiben dabei meistens unseptirt oder erhalten zuweilen auch ein oder zwei ganz zufällige Querwände, gehen aber dann in der Regel ohne Weiteres zu Grunde; in einigen Fällen sah ich aber einen solchen Faden lang emporwachsen, durch Querwände in mehrere Glieder sich theilen und dann wiederum feine Schläuche austreiben (Fig. 28). Solche und einige dergleichen andere Fälle treten aber nicht constant auf und sind wohl nur als Abnormitäten zu betrachten. — Was aus dem langen Keimschlauche, welcher aus den Promyceliumfädchen in Folge ihrer Copulation entstanden ist, später wird, — ob er noch einigen weiteren Umänderungen unterliegt, oder ob, was ja auch möglich ist, bei der Inficirung der Nährpflanze sich direct betheiligt, das sind Fragen, die noch näher geprüft und untersucht sein müssen.

Obgleich der Namen »*Thecaphora*« mir für diese hier eben beschriebene Ustilaginee eigentlich gar nicht zu passen scheint, so ist derselbe, weil einmal existirend, dennoch beizubehalten.

Nach der Structur ihrer Sporen sind *Thecaphora deformans* Dur. et Mntgn., *Thec. affinis* Schneid. und *Thec. Lathyri* Kühn entschieden der *Thecaphora hyalina* Fingerh. sehr ähnlich, der ganze Unterschied scheint nur in der Zahl, Grösse und Anordnung der die Sporen bedeckenden Borsten oder Stacheln, sowie auch in der Zahl der den Sporenkörper zusammensetzenden Zellen zu liegen. Ob aber alle diese verschiedenen Formen wirklich völlig identisch sind und zu ein und derselben Species gerechnet sein können, wie es G. Winter thut,[2]) kann, glaube ich, nur erst dann definitiv festgesetzt werden, wenn wir über die Entwickelungsgeschichte und die Sporenkeimung dieser Formen überhaupt etwas Näheres kennen werden. — Die mir aus dem privaten Herbarium von Herrn F. Baron Thümen unter dem Namen *Sorosporium Astragali* Peck und *Sorosporium Desmodii* Peck zur Ansicht zugekommenen Formen[3]), müssen auch, der Sporenstructur nach, unstreitig der Gattung *Thecaphora* angehören.

d. Sorosporium Aschersonii Ule (Taf. IV., Fig. 12—18) und *Sorosporium Magnusii* Ule (Taf. IV., Fig. 19—26). — Dass diese beiden Pilze nicht zur Gattung »*Sorosporium*« angehören, hat schon G. Winter[4]) ganz richtig eingesehen, dagegen hat er Unrecht, sie für

[1]) Dr. R. Wolff: Der Brand des Getreides, seine Ursachen und seine Verhütung. Halle. 1874. S. 7—9 Taf. I. A. und B.

[2]) Dr. L. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora etc., bearbeitet von G. Winter. 2. Lief. 1881; p. 105.

[3]) Diese beiden Ustilagineen waren im Herbarium von f. v. Thümen mit folgenden Etiquetten begleitet: a) *Sorosporium Astragali* Peck n. sp. in Botanical Gazette 1879. IV. p. 218. Colorado. U. S. A. in Astragalo Drumondii. leg Jones. und b) *Sorosporium Desmodii* Peck. f. Desmodii. New-Yersey.

[4]) l. c.; p. 87.

identisch zu halten und sie zur Gattung *Ustilago* unter den gemeinsamen Speciesnamen *Ustilago Magnusii* zu stellen. Ihrem Auftreten und äusseren Aussehen nach haben beide Formen allerdings unter einander grosse Aehnlichkeit. Die eine, *Sorosporium Aschersonii*, bildet Anschwellungen verschiedener Form und Grösse an den Wurzeln und Stengelbasen von *Helichrysum arenarium* Dc., während die andere, *Sorosporium Magnusii*, ebensolche unregelmässige Auswüchse an den Stengeln und Wurzeln von *Gnaphalium luteo-album* L. hervorruft. Wendet man sich aber zur näheren Betrachtung beider Pilze und besonders zur Structur ihrer reifen Sporen, so ersieht man schon auf den ersten Blick, dass dieselben keiner einzigen der bis jetzt beschriebenen typischen *Ustilago*-, sondern viel eher den bekannten *Entyloma*-Arten sich nähern, was durch die Keimungsversuche sich denn auch wirklich bestätigt hat. Meine Aussaaten haben ausserdem gezeigt, dass die beiden von Ule unterschiedenen Arten nicht, wie es Winter glaubt, identisch, sondern wirklich zwei wenngleich auch sehr nahe stehende, dennoch verschiedene Pilzformen sind. Dieselben müssen demnach unbedingt wiederum umgetauft werden und sollen von nun an *Entyloma Aschersonii*, resp. *Entyloma Magnusii* heissen. Der Unterschied in den Sporen dieser beiden *Entyloma*-Arten ist in der That ein sehr geringer und beschränkt sich eigentlich blos auf ihre Grössen- und Farbenverhältnisse. Die Sporen von *Entyloma Aschersonii* (Taf. IV., Fig. 12) sind, worauf auch G. Winter schon aufmerksam macht, etwas kleiner und intensiver gefärbt als diejenigen von *Entyloma Magnusii* (Taf. IV., Fig. 19.) In allem Uebrigen sehen sich dagegen die Sporen dieser beiden Pilzformen sehr ähnlich aus. Dieselben sind nämlich wie diejenigen der meisten anderen *Entyloma*-Arten mit einer aus zwei Lagen bestehenden Membran versehen, von denen die innere nur mässig und dabei überall gleich dick ist, die äussere Lage dagegen meistens stark und unregelmässig verdickt und nicht selten dazu zartgeschichtet erscheint. Der Inhalt der Sporen ist ein farbloses, körniges und fettreiches Plasma, in welchem ein centraler heller Fleck vorhanden ist. — Wenn, wie eben gezeigt worden ist, zwischen den beiden hier in Rede stehenden Pilzen, ihrer Sporenstructur und äusseren Merkmalen nach, auch nur ein sehr geringer Unterschied obwaltet, so tritt ein um desto beträchtlicherer bei den Keimungsvorgängen ein.

Bei *Entyloma Aschersonii* (Taf. IV., Fig. 12—18) reisst bei der Keimung die äussere, dickere Lage der Sporenmembran spaltenförmig auf, die innere dünnere Lage wird dagegen durch den austretenden Keimschlauch eng perforirt (Fig. 12—14). Dieser letztere wird zu einem Promycelium, welches recht bald durch eine zarte Querwand in zwei, gewöhnlich fast gleich lange Glieder sich theilt (Fig. 12). Während nun das untere Glied an seinem oberen Ende, unmittelbar unter der Querwand, einen seitwärts ausgehenden und, so viel ich aus meinen

Aussaaten ersehen konnte, keinen besonderen Zweck erreichenden Keimfaden austreibt, verlängert sich das obere Promyceliumglied noch etwas, stellt aber sein Weiterwachsen bald ein, um an seinem stumpf-abgerundeten Scheitel in zwei fast rechtwinkelig divergirende Aestchen auszuwachsen (Fig. 14). In dem Maasse, als diese Aestchen sich vergrössern, schreitet das farblose, feinkörnige Protoplasma-Inhalt aus dem oberen Promyceliumgliede in sie über, und in Folge dessen wird dieses letztere von unten nach oben zu allmählich protoplasmaleer. Diese zwei, am Promyceliumscheitel sitzenden Aestchen haben gewöhnlich eine cylindrisch-spindelförmige Gestalt und entsprechen den Wirtelästchen (oder Sporidien) der übrigen *Entyloma*-Arten, unterscheiden sich aber von jenen nicht allein durch ihre geringere Zahl, sondern noch dadurch, dass, während bei den übrigen Entyloma-Arten die Wirtelästchen meistentheils mit einander paarweise copuliren, hier, bei *Entyloma Aschersonii*, eine Copulation nie auftritt. Eines der beiden Aestchen wächst dagegen an seiner Spitze ohne Weiteres in einen Faden aus (Fig. 16), der an einem kleinen Seitenzweiglein eine ziemlich lange, spindelförmige, leicht abfällige Sporidie abschnürt. In der Art des Auswachsens und weiteren Verhaltens der beiden Wirtelästchen, sowie auch in der Bildung der Sporidien, herrscht keine strenge Regelmässigkeit. Die in den Figuren *15* und *1* (Taf. IV.) dargestellten Beispiele kamen in meinen Aussaaten am häufigsten vor. Nicht selten erhalten die aus den Wirtelästchen auswachsenden Fäden eine beträchtliche Länge und werden durch zarte Querwände in mehrere Glieder getheilt, wobei von diesen letzteren bloss eins oder höchstens zwei plasmaführend, alle übrigen dagegen plasmaleer sind. Die mit Plasma erfüllten Glieder treiben ihrerseits Fäden aus, an deren Spitzen Sporidien abgegliedert werden (Fig. 17 und 17a). Die abgefallenen, ziemlich langen, schmalen Sporidien (Fig. 18) sind, wie schon erwähnt, spindelförmiger Gestalt; in ihrem farblosen Plasmainhalte ist gewöhnlich in der Mitte der Spindel ein kleiner, runder, heller Fleck (Vacuole oder Kern) wahrzunehmen. Einige Stunden in Wasser gelegen, kann eine jede der abgegliederten Sporidien in einen dünnen Keimschlauch auswachsen (Fig. 18a), mittelst welchem der Pilz aller Wahrscheinlichkeit nach in die Nährpflanze eindringt.

In der nämlichen Weise, wie bei *Entyloma Aschersonii*, wächst auch aus der keimenden Spore von *Entyloma Magnusii* (Taf. IV, Fig. 20—24) ein Promyceliumschlauch hervor, der sich aber dadurch von demjenigen der *Entyloma Aschersonii* unterscheidet, dass er, erstens, nie einen Seitenspross austreibt und, zweitens, an seinem abgerundeten Scheitel nicht 2, sondern immer 3 (in höchst seltenen, wie mir scheint abnormen Fällen auch 4 [Fig. 23.]) Wirtelästchen trägt. Diese letzteren wachsen dann, ebenfalls ohne jegliche vorhergehende Copulation, in einfache, unverzweigte Fäden, die manchmal ziemlich lang werden können und an ihren Spitzen

mehrere, meistens zu 2 oder 3, beisammensitzende, ganz eigenthümliche, hirschgeweihartig verzweigte Sporidien abschnüren (Fig. 24, 25). — Die junge, schmale, noch nicht völlig ausgewachsene Sporidie ist anfangs gerade gestreckt, hat demnach mehr oder minder spindelförmige Gestalt (*sp.* Fig. 22), erhält aber bald in der Mitte eine leichte Einbiegung, die beim allmählichen Heranwachsen der Sporidie immer stärker auftritt; gleichzeitig damit wird die Sporidie an ihren beiden Enden sehr fein, fast nadelförmig zugespitzt, und aus der convexen Seite des gekrümmten Sporidienkörpers wachsen 1 oder 2 pfriemenförmig zugespitzte Aestchen empor, wodurch die geweihartige Gestalt der Sporidie zu Stande kommt. In solchen Sporidien, die einige Zeit im Wasser gelegen haben, treten nicht selten 2 bis 3 zarte Querwände auf (Fig. 25.); zuweilen entsteht aber auch eine ebensolche zarte Querwand in einem der pfriemenförmigen Aestchen, und dieses letztere kann dann an seiner Spitze eine kleinere ebenfalls verzweigte, secundäre Sporidie von sich abschnüren (Fig. 25).

Schliesslich sei nun noch bemerkt, dass die Sporen der beiden eben geschilderten Entyloma-Arten ihre Keimfähigkeit mehrere Jahre hindurch bewahren können. Die zu meinen im December 1880 und im Januar 1881 angestellten Aussaaten angewendeten Sporen stammten aus dem Jahre 1877 (ich entnahm dieselben aus der Zopf-Sydow'schen *Mycotheca marchica*, No. 35 und No. 48), waren demnach 3½ Jahre alt. — Die Keimung trat ein nachdem diese Sporen 3 Wochen im Wasser gelegen hatten. — Es ist wohl anzunehmen, dass die Keimkraft bei diesen beiden Entylomen noch länger als 3½ Jahre fortdauern kann, einen guten, sicheren Schutz gegen vollständige und rasche Eintrocknung besitzen ja diese Sporen in ihrer äusseren dicken Membran.

e. Entyloma Eryngii de Bary (Taf. IV, Fig. 9—11). — Die Keimung von *Entyloma Eryngii* ist schon hinlänglich von de Bary beschrieben und abgebildet worden[1]). Bei den von ihm im Januar und November (1873) angestellten Aussaatversuchen trat von Sporidienbildung niemals auch nur eine Andeutung auf. Bei den Aussaaten dagegen, die ich mit ganz frischen Sporen, in den ersten Tagen von Juli (1879) anstellte, erhielt ich auch die Sporidienbildung. Nach der Copulation wachsen die Wirteläste, wie es auch de Bary angiebt, zu sehr langen, meistens leicht undulirten Keimschläuchen aus, und an den Enden dieser Fäden sah ich zuletzt die Sporidienbildung eintreten. Die Sporidien selbst werden entweder an den Enden der Fäden oder an kleinen, kurzen Seitenzweiglein abgeschnürt. Dieselben ragen aus dem Wassertropfen in die Luft empor, und sind, wie die beiliegenden Fig. 9—11 zeigen, ziemlich

[1]) A. de Bary: »Protomyces microsporus und seine Verwandten«. — Botanische Zeitung. Jahrg. XXXII (1874.)

lang, erhalten demnach die bei der Gattung Entyloma so oft auftretende schmale, spindelförmige Gestalt. Wie diese Sporidien keimen und in ihre Nährpflanze eindringen habe ich leider nicht erforschen können.

f. Melanotaenium endogenum de Bary (Taf. IV, Fig. 27—35). — Diese in *Galium Mollugo*, selten auch in *G. verum* vegetirende und früher unter dem Namen *Protomyces endogenus* Unger und *Protomyces Galii* Rabh. bekannte Pilzform ist von de Bary in die Familie der Ustilagineen mit (?) eingereiht worden. Um jeden Zweifel über die richtige Stellung dieses Pilzes im System zu beseitigen, war es nöthig die Keimung der Sporen aufzufinden. Im Jahre 1879 ist es mir geglückt dieselbe abzupassen. Das Material zu meinen Aussaaten sammelte ich Ende Juni; die Keimung trat erst Ende October und Anfang November ein, und ich bin geneigt anzunehmen, dass sie auch immer gerade um diese Jahreszeit geschieht, denn überwinterte, d. h. bis zum Frühjahre 1880 aufbewahrte Sporen haben sich alle als unkeimfähig erwiesen. — Was das Mycelium von *Melanotaenium* anbelangt, so habe ich zu dem, was A. de Bary hierüber angegeben hat, nur eins zuzufügen. Die Myceliumfäden, die, wie es de Bary in seiner Abhandlung[1]) auch anführt, immer streng intercellular sind, besitzen nämlich und zum Theil sogar massenweise schön entwickelte Haustorien, die ins Innere der Zellen eindringen. Dieselben sehen denen der *Tuburcinia Trientalis* ähnlich, sind aber hier viel üppiger entwickelt und erscheinen daher in Form von traubenartigen Körpern, die zuweilen so gross werden können, dass sie ein Drittel bis sogar fast die Hälfte der Zelle einnehmen (Fig. 27, Taf. IV). Für das Uebrige über die Bildung und Structur der Sporen von *Melanotaenium endogenum* verweise ich den Leser auf die eben citirte Arbeit von A. de Bary und meine hier beiliegenden Abbildungen (Taf. IV, Fig. 27, 28). — Der Keimung nach ist *Melanotaenium endogenum*, wie de Bary[2]) auch schon ganz richtig vermuthet hat, am nächsten mit der Gattung *Entyloma* verwandt. Durch die äussere, dunkelbraune, unregelmässig aufreissende Sporenmembran wächst, beim Eintreten der Keimung, die farblose innere Membran (das Endosporium) in einen Keimschlauch — das *Promycelium* — aus (Taf. IV, Fig. 30, 31). Dieses letztere ist anfangs immer gabelig verzweigt, hat nämlich zwei Aussackungen, von denen aber nur die eine sofort zum Promyceliumfaden auswächst, während die andere ihr Weiterwachsen einstellt, um dann später an der Basis des ausgebildeten Promyceliums, in Form eines blinden, völlig leeren Anhängsels zu erscheinen. Der ganze, farblose, mit sehr vielen Fettkörnchen versehene Protoplasmainhalt

---

[1]) A. de Bary: »Protomyces und Physoderma« in Beitr. z. Morph. und Physiol. der Pilze I. Reihe. Frankfurt 1864. p. 19.

[2]) A. de Bary: »Protomyces microsporus und seine Verwandten« Botan. Zeit XXXII (1874).

wandert aus dem Sporenraum, wie auch aus diesem sackigen Anhängsel in den Promyceliumfaden über (Fig. 30—32). Der grosse, helle, kreisförmige Kern (oder Vacuole?), den man schon im Inhalte jeder reifen Spore durchschimmern sieht, wird auch mit fortgeschleppt und in dem Promyceliumfaden wahrgenommen, so lange der letztere noch im Wachsthum begriffen ist. — Die Länge des ausgewachsenen Promyceliums ist sehr verschieden. Die kürzesten Promycelien, die nur bis auf die 3—4-fache Länge des Sporendurchmessers sich strecken, besitzen gewöhnlich nur eine Querwand, mittelst welcher der kleinere, obere, plasmaführende Theil des Promyceliumfadens von dem längeren, unteren, plasmaleeren abgetrennt wird (Fig. 33, 34); werden dagegen die Promycelien beträchtlich länger, was im Ganzen auch öfters geschieht, so entstehen in denselben mehrere (Fig. 35) bis viele Querwände, wodurch der plasmaleere Theil in mehrere, meistens ungleich grosse Glieder getheilt wird. — Die Zahl der Wirteläste, die an dem stumpf abgerundeten Scheitel des Promyceliums sich entwickeln, variirt zwischen 4 und 7. Die unter den Wirtelästen eintretende Copulation ist entweder basal oder apical (Fig. 33, 34); dieselbe kann aber, was bei *Entyloma*[1]) auch ja zuweilen vorkommt, ganz wegbleiben. — Eine Sporidienbildung an den Wirtelästen habe ich bei *Melanotaenium endogenum* in den von mir angestellten Aussaaten nie auffinden können, dagegen öfters gesehen, wie die Wirteläste nach oder auch ohne jede vorhergehende Copulation direct zu einem langen, einfachen oder verzweigten vielseptirten Keimschlauch auswachsen, in welchem nur das oberste Glied plasmaführend, alle übrigen dagegen plasmaleer sind (Taf. IV, Fig. 35). — Was weiter hierauf folgt habe ich leider nicht entscheiden können. — Für *Melanotaenium endogenum* würden demnach die Fragen noch zu entscheiden sein, wann und wie der Pilz in die Nährpflanze eindringt und ob die Sporidienbildung hier constant wegbleibt oder ob dieselbe nicht durch äussere Ursachen dennoch bedingt und hervorgerufen werden könnte.

III.

Alles eben Mitgetheilte zeigt, dass die Kenntniss der Keimungsprocesse für die Gruppirung der Ustilagineen wichtige Merkmale zu den bisherigen hinzufügt. Ordnet man die Ustilagineen nach denselben, was vielleicht den natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen der Genera am meisten entspricht, so stellt sich folgende Uebersicht heraus:

---

[1]) Vergl. A. de Bary. l. c.

Familie: Ustilagineae.

I. Bei der Keimung findet keine Sporidienbildung statt.

a. Die Sporen treiben lange, vielgliederige Keimschläuche. Dieselben bleiben entweder einfach und unverzweigt oder deren oberes plasmaführende Endglied erhält mehrere seitliche, unregelmässig vertheilte Verzweigungen. Das unverzweigte, allein inhaltsreiche Endglied kann zuweilen von dem übrigen plasmaleeren Theile des Keimschlauches sich lostrennen und eine Zeit lang selbstständig noch weiter fortleben.

1. *Sorosporium.* Rudolphi.

S. Saponariae. Rudolphi.

b. Die Keimschläuche haben ein begrenztes Wachsthum, sind demnach *Promycelien* zu nennen. Dieselben sind gegliedert, anstatt aber Sporidien zu bilden, treiben sie Keimfäden, die gewöhnlich in entgegengesetzte Richtungen wachsen und mit ihren Spitzen in Copulation eintreten, und erst nach dieser wächst der eigentliche Keimschlauch aus.

2. *Thecaphora.* Fingerh.

T. hyalina. Fingerh.

II. Das Promycelum theilt sich durch Querwände in mehrere Glieder, von denen jedes eine oder mehrere Sporidien abschnürt.

3. *Ustilago* Link (Persoon. Tulasne).

Ich führe hier nicht alle die unzähligen dazu gerechneten Arten. Man findet sie Alle aufgezählt in den Arbeiten von A. Fischer v. Waldheim und in anderen dergleichen mycologischen systematischen Werken.

4. *Schizonella.* Schröter (in Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl. II. Bd. p. 362.)

Sch. melanogramma Schr. (DC.)

5. *Tolyposporium* mihi.

T. Junci (Syn. *Sorosporium Junci* Schr.)

III. Am Scheitel des Promyceliums bildet sich ein Wirtel von mehreren (2—8), gewöhnlich spindelförmigen Aestchen, auch »Sporidien« genannt. Dieselben treten gewöhnlich paarweise in Copulation; — diese leztere kann aber zuweilen auch ganz wegbleiben. Nach geschehener oder auch ohne vorhergehender Copulation wachsen die Wirteläste entweder zu secundären Sporidien oder direct zu langen, einfachen oder verzweigten, dünnen Keimfäden aus.

6. *Tilletia* Tulasne.

Die verschiedenen Arten dieser Gattung sind ebenfalls bei F. v. Waldheim etc. nachzuschlagen.

7. *Entyloma.* de Bary.

Zu den früher bekannten und beschriebenen *Entyloma*-Arten sind jetzt noch zwei neue Arten hinzuzufügen: *E. Aschersonii* und *E. Magnusii.*

8. *Melanotaenium.* de Bary.

M. endogenum. de Bary.

Könnte vielleicht jetzt mit *Entyloma* vereinigt werden, da es aber noch fraglich ist, ob bei diesem Pilze jemals Sporidien gebildet werden und da ausserdem seine Sporen sich von denen der *Entyloma* nicht nur durch ihre Färbung, sondern auch durch ihr Auftreten in der Nährpflanze sogleich unterscheiden lassen, ziehe ich vor, dieses Genus noch aufrecht zu erhalten.

9. *Schröteria.* Winter (in Dr. L. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland etc. I. Bd., bearbeitet von Dr. G. Winter. 1881. p. 117).

Schr. Delastrina. Winter (Syn. *Geminella Delastrina.* Schröter).

10. *Urocystis.* Rabenhorst.

Bis jetzt ist die Keimung nur bei folgenden 4 Arten beobachtet worden: *Ur. occulta* Rab. (Wallroth) [1], *Ur. pompholygodes* Rab. [2], *Ur. Violae* F. v. Wald. (Sow.) [3] und *Ur. primulicola* P. Magnus [4].

Es ist wohl anzunehmen, dass auch die übrigen *Urocystis*-Arten in der nämlichen Weise auskeimen. — Was *Ur. Corydalis* Niessl (in Thümen, Mycoth. 1626) anbelangt, so ist die Bemerkung, die G. Winter dazu gegeben hat[5], eine ganz richtige. Dieser Pilz ist kein *Urocystis;* er hat viel mehr Aehnlichkeit mit *Entyloma,* ist dabei aber von *E. Corydalis* de Bary sehr verschieden. Die Keimung allein kann und muss entscheiden, was es für ein Pilz ist, jedenfalls kann derselbe aber nicht der Gattung *Urocystis* angehören.

---

[1]) J. Kühn. Krankheiten d. Kulturgewächse 1858. — A. Wolff. Botan. Zeitung 1873.

[2]) A. Fischer v. Waldheim. Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik. 1869—70.

[3]) E. Prillieux. An. d. Sc. natur. Série 6, tom. X. (1880). p. 49.

[4]) Die Keimung von *Urocystis primulicola* P. M. ist von Dr. R. Pirotta im Sommer 1880 im Botanischen Institut der Strassburger Universität beobachtet worden. — R. Pirotto, »Sulla struttura e sulla germinazione delle spore del *Sorosporium* (?) *primulicola* (Magn.),« in Nuovo Giornale botanico Italiano. Vol. XIII. 12 Luglio 1881. No. 3.

[5]) l. c. p. 118.

11. *Tuburcinia.* Fries.

T. Trientalis Berkeley et Broome.

IV. Keimung unbekannt.

In diese temporäre Gruppe stelle ich alle übrigen bis jetzt aufgestellten, aber in Hinsicht der Keimung noch nicht erforschten Arten der Gattungen *Sorosporium* Rudolphi und *Thecaphora* Fingerh., sowie auch die Gattung

12. *Vossia* Thümen (in Oesterr. botan. Zeitschrift 1879, Nr. 1).

V. Moliniae Thüm. — G. Winter (l. c. p. 109) stellt die *V. Moliniae* zur Gattung *Tilletia.*

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

(*Fig. 1* in natürl. Grösse, *Fig. 2* bei *90*-, *Fig. 11* bei *160*-, *Fig. 3*, *6* und 7 bei *320*- und *Fig. 4*, *5*, *8—10* bei *520*facher Vergrösserung gezeichnet.)

Sämmtliche Figuren von *Tuburcinia Trientalis.*

Fig. 1. Eine in den ersten Tagen des Juni gesammelte, durch *Tuburcinia* befallene *Trientalis*-Pflanze. Die untere Fläche der Blätter ist mit den Conidien des Pilzes bedeckt. — Von den im Rindenparenchyme (vergl. *Fig. 2* auf *Taf. II.*) eingelagerten und durch die Epidermis durchschimmernden schwarzen Sporenballen erhält der Stengel der erkrankten *Trientalis*-Pflanze ein etwas rauhes, schwarzmarmorirtes Aussehen.

Fig. 2. Ein Theil eines Querschnittes durch ein noch ziemlich junges *Trientalis*-Blatt, dessen Lamina auf der unteren Fläche mit den Conidienträgern bedeckt ist.

Fig. 3. Ein kleinerer Theil eines ebensolchen Schnittes. Aus der Blattlamina drängen sich zwischen den Epidermiszellen Pilzfäden hervor, von denen einige direct zu Conidienträgern auswachsen, andere aber sich umbiegen um auf der Blattfläche umherzukriechen.

Fig. 4 und 5. Stückchen abgezogener Epidermis, an welchen man sieht, wie die *Tuburcinia*-Fäden, theils durch die Spaltöffnungen *(Fig. 4)*, theils aber auch zwischen den Epidermiszellen *(Fig. 5)*, sich auf die Blattfläche hervordrängen. *m* Myceliumfäden, *h* Haustorien, *k* und *k'* zwei Conidienträger, von denen der eine (*k'*) die Conidie schon abgeworfen hat.

Fig. 6. Reife, eben abgefallene Conidien.

Fig. 7. In feuchter Atmosphäre, auf einer Glasplatte, auskeimende Conidien. Drei von ihnen wachsen in verticalstehende Fruchtträger, an deren Spitze *secundäre* Conidien abgeschnürt werden.

Fig. 8. In einem Wassertropfen keimende Conidien. Die Keimung geht gewöhnlich sehr rasch vor sich; nicht selten tritt dieselbe ein schon $1^1/_2$—2 Stunden nach der Aussaat. Höchst selten wächst der Keimschlauch aus dem breiten, erweiterten Ende der Conidie, wie es α darstellt.

Fig. 9. In Wasser ausgekeimte Conidien ungefähr sechs Stunden nach der Aussaat.

Fig. 10. Ein Stückchen der Epidermis einer oberen Blattfläche von *Trientalis*, auf welcher Conidien ausgesäet waren. Man sieht wie 4 Conidienkeime in die Nährpflanze, zwischen den Epidermiszellen, eindringen.

Tafel II.

(*Fig. 1* in natürl. Grösse, *Fig. 2* bei *90*-, *Fig. 10—14* bei *320*-, *Fig. 3*, *4*, *8*, *15—19* und *21* bei *520*- und *Fig. 5—7*, *9* und *20* bei *620*facher Vergrösserung gezeichnet.)

Sämmtliche Figuren von *Tuburcinia Trientalis.*

Fig. 1. Eine von *Tuburcinia* bewohnte, im Spätsommer aufgesammelte *Trientalis*-Pflanze.

Fig. 2. Theil eines Querschnittes durch den Stengel der in Fig. 1 der Taf. I abgebildeten Pflanze.

Fig. 3 und 4. Mit Haustorien (*h*) versehene Fäden des intercellularen Myceliums.

Fig. 5—14. Entwickelung der vielzelligen Sporenballen von ihren allerjüngsten Anlagen an bis zu den allerentwickeltsten, fast reifen Zuständen.

Fig. 15. Völlig reifer und schon ausgekeimter Sporenkörper nach einer längeren Behandlung mit Kali und Glycerin.

Fig. 16—18. Keimende Sporenkörper. *Fig. 18* blos mit einem, *Fig. 17* mit sieben und *Fig. 16* mit elf Keimschläuchen oder *Promycelien.*

Fig. 19. Zwei normal ausgewachsene *Promycelien.*

Fig. 20 und 21. Promycelien, die beim Auskeimen in Dunkelheit sich entwickelt haben.

Tafel III.

(Die *Fig. 2*, *4β*, *5γ*, *6α*, *6β* und *7* sind bei *620*-, alle übrigen bei *520*facher Vergrösserung abgezeichnet.

Fig. 1—12. *Tuburcinia Trientalis.*

Fig. 1. Keimender Sporenkörper mit 5 Promycelien.

Fig. 2. Vier, von ihren Promycelienfäden abgefallene Basidialzellen. Zwei derselben sind blos mit 4, jede der zwei übrigen dagegen mit 8 Wirtelästen (primären Sporidien) versehen.

Fig. 3. Zwei abgefallene Basidialzellen, von denen die eine (*a*) sechs, die andere (*b*) sieben Wirteläste trägt. Einige Wirteläste fangen an auszukeimen. In *b* ist zwischen 2 Wirtelästen eine basale Copulation deutlich wahrzunehmen, während ein anderer Wirtelast an seiner Spitze eine schon völlig entwickelte *secundäre* Sporidie aufrecht trägt.

Fig. 4. Zwei Basidialzellen in etwas späteren Entwickelungsstadien. In *α* findet basale Copulation blos an einem Wirtelastpaare statt; jeder der übrigen drei Wirteläste wächst direct zu einer secundären Sporidie aus. — In *β* sind von den sieben primären Sporidien (Wirteläste) sechs durch Copulation paarweise verbunden und jedes dieser drei Paare trägt eine secundäre Sporidie, während die siebente primäre Sporidie direct in die vierte secundäre Sporidie auswächst.

Fig. 5. Drei Basidialzellen mit Wirtelästen, die ohne vorhergehende Copulation in secundäre Sporidien auswachsen. In *γ* ist ausnahmsweise einer der Wirteläste ungemein lang ausgewachsen.

Fig. 6. Basidialzellen, von denen fast alle Wirteläste schon abgefallen sind. In *α* sitzen auf der Basidialzelle nur noch 4, durch basale Copulation paarweise verbundene Wirteläste; in *β* sitzt nur noch ein solches Paar. In *γ* finden sich 3 primäre Sporidien, die alle 3 mit einander durch basale Copulation in Verbindung stehen.

Fig. 7. Ein apical copulirendes Wirtelastpaar, welches vom Basidium eben abgefallen ist.

Fig. 8. Basidialzellen, die von ihren Wirtelästen degarnirt sind. Die Insertionsstellen sind noch deutlich zu sehen. In *b* sitzt noch eine der Sporidien auf. — *c*, *d* und *e* sind Basidialzellen, die nach dem Abfallen der primären Sporidien in feine Keimschläuche auswachsen.

Fig. 9. Primäre abgefallene Sporidien, die auskeimen und secundäre Sporidien bilden.

Fig. 10. Ebensolche mit *secundären (sc. sp.)* und *tertiären (ter. sp.)* Sporidien.

Fig. 11. Tertiäre abgefallene Sporidien, die in feine Keimschläuche auswachsen. Zwischen diesen letzteren tritt zuweilen eine Copulationserscheinung (*α*) ein.

Fig. 12. Primäre Sporidie, die gleichzeitig eine secundäre Sporidie bildet und einen Keimschlauch austreibt.

Fig. 13—18. *Sorosporium Saponariae.*

Fig. 13. Reifer vielzelliger Sporenknäuel von *Sorosporium Saponariae*, forma *Saponariae officinalis.*

Fig. 14. Einzelne Sporen eines solchen Knäuels.

Fig. 15. Reife Sporenknäuel von *Sorosporium Saponariae*, forma *Lychnidis dioicae.*

Fig. 16. Einzelne Sporen aus denselben.

Fig. 17. Keimende Sporen.

Fig. 18. Plasmaführende Schlauchzellen, die nebst einem oder zweien der hinter ihnen sich befindenden plasmaleeren Glieder von dem übrigen unteren Theile des Keimfadens sich losgetrennt haben und, im Wassertropfen weiter fortlebend, an ihren Spitzen eine Zeit lang in die Länge wachsen.

Fig. 19—28. *Thecaphora hyalina.*

Fig. 19. Reife mehrzellige Sporenkörper.

Fig. 20—23. Auskeimende Sporen: *Fig. 20* der erste Anfang der Keimung; *Fig. 21* in dem farblosen, feinkörnigen Protoplasma der beiden hier ausgewachsenen Keimschläuche ein kernartiges Gebilde *n*. In den beträchtlich schon länger gewordenen Keimschläuchen *(Fig. 22* und *23)* treten, anstatt einem, vier Kerne auf.

Fig. 24—26. Weiter vorgerückte Keimungszustände. Der plasmaführende Theil eines jeden Keimschlauches (des *Promyceliums*) hat sich durch zarte Querwände in fünf fast gleichgrosse Zellen getheilt. Jede dieser fünf Zellen treibt einen feinen, unseptirten Keimfaden. In *Fig. 24* wachsen diese Fädchen alle in aufwärtsgehender Richtung; in *Fig. 25* vier wachsen aufwärts und blos einer abwärts; in *Fig. 26* zwei Fädchen gehen rückwärts und die übrigen drei aufwärts. In *Fig. 25* und *26* treten die in entgegengesetzten Richtungen wachsenden Fädchen in Copulation ein. — *x* in *Fig. 26* ist ein in seiner Entwickelung gehemmter Keimschlauch.

Fig. 27. Noch weiter vorgeschrittene Keimung. Einer der beiden copulirten Fäden wächst, unweit der Copulationsstelle, in einem langen, septirten Faden aus; bei diesem letzteren ist nur das endständige, gewöhnlich viel längere Glied mit Protoplasma erfüllt.

Fig. 28. Vielzelliger Promyceliumfaden mit sechs aus ihm auswachsenden Keimfädchen, von denen 2 Paare in Copulation treten, die übrigen 2 Fädchen dagegen eine abnorme Entwickelung zeigen.

Tafel IV.

(*Fig. 7* ist bei ungefähr *700*-, alle übrigen Figuren dagegen bei *520*facher Vergrösserung gezeichnet.)

Fig. 1—8. *Tolyposporium Junci.*

Fig. 1. Ein kleiner, blos aus 5 Sporen bestehender Sporenknäuel.

Fig. 2. Zwei einzelne Sporen.

Fig. 3. Sporenknäuel, der nur aus 3 Sporen besteht. Eine dieser Sporen treibt einen Keimschlauch, in dessen Protoplasma 8 kleine, runde, von einander ziemlich gleichweit entfernte, kernartige Gebilde auftreten.

Fig. 4. Ein viel grösserer Sporenknäuel, der auch nur einen Keimschlauch austreibt. Der letztere ist durch zarte Querwände in 8 kleine, gleichlange Glieder getheilt, in jedem dieser liegt in der Mitte ein Kern.

Fig. 5 und 6. Weiter vorgerückte Keimung. Von jeder Zelle des 8gliederigen Promyceliums werden *Sporidien* abgeschnürt. Anfangs sitzen dieselben am Promycelium ganz vereinzelt, nur in geringer Zahl (*Fig. 5*); später erscheinen sie in viel grösserer Anzahl und bilden dann gewöhnlich rund um den Faden herum, in der Nähe der die einzelnen Glieder trennenden Querwände, quirl- oder knäuelartige Anhäufungen (*Fig.6*).

Fig. 7. Enden zweier Promyceliumfäden, bei einer etwas stärkeren Vergrösserung betrachtet. Nebeneinander sitzende Sporidien, die dabei bogen- oder hakenförmig gekrümmt sind, legen sich nicht selten mit ihren Spitzen fest aneinander (vielleicht eine Copulation?). — α — Sporidien, die an ihren Spitzen kleine fädige Auswüchse treiben.

Fig. 8. Abgefallene Sporidien.

Fig. 9—11. *Entyloma Eryngii.*

Fig. 9 und 10. Sporidienbildung bei *Entyloma Eryngii* (Man vergl. hierüber den Text). *sp.* — Sporidien.

Fig. 11. Abgefallene Sporidien.

Fig. 12—18. *Entyloma Aschersonii.*

Fig. 12. Zwei reife Sporen, von denen die eine in einen Keimschlauch ausgewachsen ist. Dieser durch eine zarte Querwand in zwei fast gleichlange Glieder getheilt.

Fig. 13. Das obere Glied des Promyceliums hat sich verlängert, der Plasmainhalt ist in demselben nach oben vorgerückt, und der untere Theil dieses Gliedes erscheint bis zur Querwand inhaltsleer.

Fig. 14. Zwei in ihrer Entwickelung gleichweit vorgeschrittene Promycelien. Das untere Glied treibt an seinem oberen Ende, unmittelbar an der Querwand, einen seitwärtsgehenden Keimfaden, das obere wächst dagegen an seinem Scheitel in zwei fast rechtwinkelig divergirende Wirtelästchen aus.

Fig. 15. Spore mit einem einfachen, ungegliederten Promycelium, an dessen Scheitel ebenfalls nur **zwei** Wirteläste aufsitzen. Eine Copulation zwischen diesen ist nicht vorhanden. Eines dieser Wirtelästchen (*a*) wächst in einen seitlichen Faden aus, der an seiner Spitze sich verzweigt.

Fig. 16. Ein gegliedertes, den beiden in *Fig. 14* abgebildeten Exemplaren entsprechendes Promycelium, mit zwei Wirtelästen, von denen der eine (*a*) in seiner Entwickelung zurückgeblieben, der andere (*b*) dagegen in einen feinen Keimschlauch ausgewachsen ist und an seiner Spitze einen sporidienbildenden Zweig trägt. *sp.* — Sporidie.

Fig. 17 und 17a. Enden zweier Keimfäden, die direct aus den Wirtelästchen ausgewachsen sind und an denen man die Sporidienbildung wahrnimmt. *sp.* — Sporidie.

Fig. 18. Zwei reife, abgefallene Sporidien.

Fig. 18a. Eine Sporidie, die eben zu keimen anfängt.

Fig. 19—26. *Entyloma Magnusii*.

Fig. 19. Reife Sporen.

Fig. 20. Eine in ein Promycelium ausgewachsene Spore. Am Scheitel des Promyceliums sitzen 3 Wirteläste.

Fig. 21. Alle drei Wirteläste des Promyceliums treiben an ihren Spitzen Keimschläuche aus.

Fig. 22. Die aus den Wirtelästen ausgewachsenen Keimschläuche sind schon beträchtlich länger. An einem dieser drei Fäden tritt die Sporidienabschnürung ein. *sp.* — junge Sporidie.

Fig. 23. Seltener vorkommender Fall, wo am Promyceliumscheitel, anstatt 3, **vier** Wirteläste aufsitzen, von jenen ist aber der eine verkümmert, der andere leer, und blos die übrigen zwei sind normal entwickelt und treiben Keimschläuche aus. Während aber einer dieser normalen Wirteläste blos einen Schlauch austreibt, wachsen aus dem anderen zwei Fäden (ein apicaler und ein basaler) aus.

Fig. 24. Ein Promycelium mit drei zu Keimschläuchen ausgewachsenen Wirtelästen. An ihren stumpf abgerundeten Enden werden die *Sporidien* (*sp.*) abgeschnürt.

Fig. 25. Ende eines ebensolchen ausgewachsenen Wirtelastes mit drei Sporidien geweihartiger Gestalt. Von einer derselben wird eine secundäre, ebenfalls verzweigte Sporidie abgeschnürt.

Fig. 26. Abgefallene Sporidien.

Fig. 27—35. *Melanotaenium endogenum*.

Fig. 27. Stückchen eines Längsschnittes durch ein von *Melanotaenium endogenum* bewohntes Internodium von *Galium Mollugo*. *m.* — Myceliumfäden; *h.* — Haustorien; *sp.* — junge Sporen.

Fig. 28. Ein anderes Stückchen eines ebensolchen Schnittes mit völlig entwickelten, fast reifen Sporen (*sp.*) *m.* und *h.* wie in der vorhergehenden Figur.

Fig. 29. Reife Spore etwas verlängerter, seltener auftretender Form.

Fig. 30. Keimende Sporen.

Fig. 31 und 32. Etwas weiter vorgerückte Zustände.

Fig. 33. Zwei normale, ausgewachsene Promycelien; das eine (*a*) mit fünf, das andere (*b*) mit sieben Wirtelästen. Bei *a* copulirt ein Paar dieser Wirteläste apical; in *b* dagegen eine basale Copulation.

Fig. 34. Ende eines Promyceliums mit vier Wirtelästen, von denen ein Paar apical copulirt.

Fig. 35. Ein längeres, mehrzelliges Promycelium mit 6 Wirtelästen: 2 in apicaler Copulation; von 2 anderen, die mit vacuolenhaltigem Plasma erfüllt sind, fängt der eine an einen apicalen Faden zu treiben, während die übrigen 2 Wirteläste zu langen, vielseptirten, zum Theil verzweigten Keimfäden schon ausgewachsen sind. Ausser den mit Plasma erfüllten Endgliedern sind die übrigen Glieder dieser Fäden völlig plasmaleer.

Mahlau & Waldschmidt. Frankfurt a. M.





Tuburcinia Trientalis Berk. et Br.





Tuburcinia Trientalis Berk et Br.



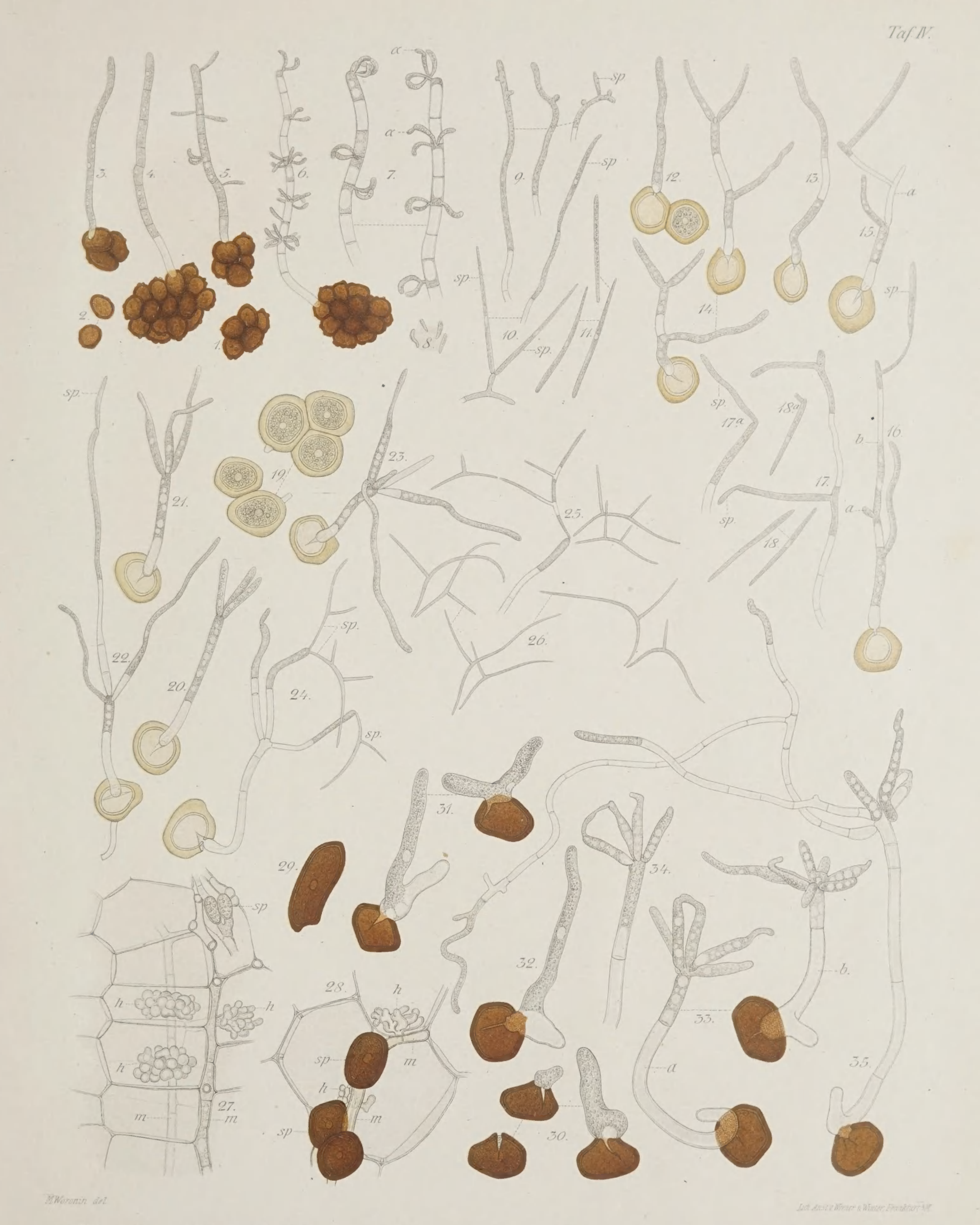


M. Woronin del.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

1-12. Tuburcinia Trientalis Berk. et Br. 13-18. Sorosporium Saponariae Rudolphi. 19-28. Thecaphora hyalina Fingerh.





1-8. *Tolyposporium Junci mihi (Schröter).* 9-11. *Entyloma Eryngii De Bary.* 12-18. *Entyloma Aschersonii mihi (Ule).* 19-26. *Entyloma Magnusii mihi (Ule).* 27-35. *Melanotaenium endogenum De Bary.*

